

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**IMPACTS DE L'EXPLOITATION FORESTIÈRE SUR LES COMMUNAUTÉS
D'AMPHIBIENS D'ÉTANGS SEMI-PERMANENTS DU BAS-SAINT-LAURENT**

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Comme exigence partielle

du programme de maîtrise en Gestion de la Faune et de ses Habitats

PAR

JACINTHE BEAUCHAMP

Juin 2007

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS GÉNÉRAUX

L’auteure tient à remercier tout d’abord son « homme » Jack Trottier et ses deux enfants Nymphéa et Matéo Beauchamp pour leur appui dans toutes les étapes de ce projet de recherche. Merci Jack pour tous tes précieux conseils. Merci à Nymphéa pour ta patience quand maman travaillait. Merci Matéo pour ta présence et tes encouragements en grandissant dans mon ventre pendant la rédaction de ce document !

Merci spécialement à Richard Cloutier et Luc Sirois de l’Université du Québec à Rimouski pour leurs conseils et leur soutien ainsi qu’à Alain Caron pour sa contribution majeure dans les analyses statistiques. Merci à Simon Côté, Geneviève Breton Marceau et Jonathan Dupont pour leur aide précieuse lors de la récolte des données. Merci à Lucie Laparé et Johanne Laparé pour la relecture de ce document ainsi qu’à Jacques Jutras (Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec) et Joël Bety (UQAR) du comité d’évaluation de ce mémoire.

Merci aussi au Conseil de la Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada pour leur appui financier via les bourses de recherche du premier cycle et du deuxième cycle. De plus, pour le prêt des ortho-photos et des photos aériennes, merci au Conseil de bassin de la Rivière Rimouski ainsi qu’au Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS GÉNÉRAUX	ii
TABLE DES MATIÈRES	iii
LISTE DES TABLEAUX	iv
LISTE DES FIGURES	vi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1	8
RÉSUMÉ	9
INTRODUCTION	10
MÉTHODOLOGIE	15
Région étudiée	15
Localisation du site d'étude	15
Sélection des étangs	15
Méthodologie d'inventaire	16
Caractérisation de l'habitat et paramètres physico-chimiques	16
Caractérisation des communautés d'amphibiens	17
Analyses statistiques	20
RÉSULTATS	23
Caractéristiques de l'habitat	23
Populations amphibiennes	25
Abondance et distribution	25
Croissance et développement	28
Diversité	30
Relations entre les paramètres de l'habitat et les espèces échantillonnées	30
DISCUSSION	33
Conditions environnementales de l'étang	33
Croissance et développement larvaire	34
Distribution des amphibiens	36
Contexte spatial entourant l'étang	40
Concilier la survie des amphibiens et l'exploitation forestière	44
CONCLUSION	48
REMERCIEMENTS	50
CONCLUSION GÉNÉRALE	66
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE	71

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Moyenne (erreur type) des différents paramètres de l'habitat étudiés pour les trois catégories d'étangs pour les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.....	51
Tableau 2. Pourcentage d'étangs situés à moins de 50 m d'une coupe forestière, d'une route forestière et d'une forêt résiduelle en fonction des trois catégories d'habitat pour les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.	52
Tableau 3. Nombre d'étangs par catégorie d'habitats où chacune des espèces a été recensée en fonction de la technique d'inventaire utilisée pour les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004. Nombre total d'étangs (nombre d'étangs de coupe, de forêt, de route).	53
Tableau 4. Mesure d'abondance totale par espèce et catégorie d'étang en fonction de la technique d'inventaire utilisée pour les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004. Nombre total d'étangs (nombre d'étangs de coupe, de forêt, de route).....	54
Tableau 5. Densité d'œuf moyenne (erreur type) et totale à l'hectare par espèce en fonction des catégories d'habitats pour les trois relevés effectués dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.....	55
Tableau 6. Pourcentage moyen (erreur type) d'œufs non-éclos par espèce en fonction des catégories d'habitats pour les trois relevés effectués dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.....	56
Tableau 7. Médiane (erreur type) du stade de développement de Gosner et moyenne (erreur type) de la longueur museau-cloaque et de la longueur totale des larves de <i>R. sylvatica</i> en fonction des trois catégories d'habitats pour les trois relevés effectués, dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.	57
Tableau 8. Nombre moyen d'espèces (erreur type) et densité moyenne (erreur type) d'anoures adultes en fonction des trois catégories d'habitats dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.....	58
Tableau 9. Coefficients de corrélation de Spearman ($r_{s(29)}$) entre les paramètres de l'habitat et <i>Rana sylvatica</i> en fonction des techniques d'inventaire utilisées dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$	59
Tableau 10. Coefficients de corrélation de Spearman ($r_{s(29)}$) entre les paramètres de l'habitat et les différentes espèces inventoriées en fonction des techniques d'inventaire utilisées	

dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ 60

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Localisation des 30 étangs suivis sur le territoire de la réserve Duchénier. Orthophotos noir et blanc 01219054F06-56F06-58F06-64F06-66F06-68F06..... 61
- Figure 2. Représentation des deux premiers axes de l'analyse en composante principale pour la distribution des 30 étangs en fonction des paramètres morphométriques et physico-chimiques, réserve Duchénier, été 2004. TEAU = température de l'eau °C ; OXY = oxygène dissous ; LONG = longueur de l'étang ; LARG = largeur de l'étang ; LAREA = log de la superficie de l'étang ; PROF = profondeur ; PH = pH ; COND = conductivité. 62
- Figure 3. Température moyenne journalière de l'eau enregistrée de façon continue en fonction des trois catégories d'habitat pour les 12 étangs semi-permanents munis de sonde thermique sur le territoire de la réserve Duchénier, été 2004. 63
- Figure 4. Nombre moyen de larves de *Rana sylvatica* capturées par relevé en fonction des catégories d'habitat dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004. Les différentes lettres associées aux colonnes représentent les différences significatives du test de comparaison multiple LSMEANS. 64
- Figure 5. Développement moyen (A) et longueur totale (B) des larves de *Rana sylvatica* en fonction des catégories d'habitat dans les six étangs semi-permanents suivis aux deux jours sur le territoire de la réserve Duchénier, été 2004. 65

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Au Québec, plusieurs espèces d'amphibiens utilisent les étangs pour se reproduire au printemps tout en étant dépendantes du milieu terrestre environnant. Les adultes à reproduction printanière (e.g., *Ambystoma* spp., *Bufo americanus*, *Pseudacris* spp., *Rana sylvatica*) migrent vers les étangs pour s'accoupler et y pondre leurs œufs pour ensuite retourner vers leur habitat terrestre pour le reste de l'année. Après l'éclosion, les larves se développent dans l'eau pour se métamorphoser avant l'hiver. La durée du stade larvaire et la taille à la métamorphose sont variables en fonction de la densité des compétiteurs et des prédateurs et de facteurs environnementaux tels que la nourriture, la température et l'hydropériode de l'étang (Wilbur et Collins 1973, Wilbur 1980, Werner 1986). Suite à la métamorphose, les juvéniles migrent vers le milieu terrestre pour s'alimenter et hiberner jusqu'à l'atteinte de la maturité sexuelle (Duellman et Trueb 1994, Semlitsch 1998, 2002, Semlitsch et Bodie 1998). Au cours de leur cycle vital, les amphibiens peuvent effectuer des mouvements saisonniers pouvant atteindre entre 200 et 1000 m entre les milieux terrestres et aquatiques (Berven et Grudzien 1990, Semlitsch 1998). Ainsi, toutes les perturbations du milieu aquatique ou terrestre et celles qui empêchent la migration entre ces milieux auront des conséquences potentiellement néfastes pour les populations d'amphibiens (Semlitsch 1998, Semlitsch et Bodie 1998, Pope et al. 2000, Marsh et Trenham 2001, Guerry et Hunter 2002, Gibbons 2003).

Plusieurs études ont démontré l'importance des caractéristiques du paysage (e.g., distance entre les étangs, distance de la forêt) pour expliquer la distribution des amphibiens dans les étangs (Laan et Verboom 1990, Hecnar et M'Closkey 1996a, 1998, Lehtinen et

Galatowitsch 2001, Skelly 2001, Brodman et al. 2003, Porej et al. 2004). D'autres paramètres vont aussi affecter la distribution des différentes espèces d'amphibiens dont : le pH, l'hydropériode¹, la présence de prédateurs, la compétition intra-interspécifique, la température de l'eau, le degré d'ouverture de la canopée arborescente, la concentration des métaux, l'oxygène dissous et la nourriture disponible (Richter et Azous 1995, Hecnar et M'Closkey 1996a, Wellborn et al. 1996, Hecnar et M'Closkey 1997a, 1998, Skelly et al. 1999, 2002, Werner et Glennemeier 1999, Blaustein et al. 2001, Skelly 2001, Brodman et al. 2003, Egan et Paton 2004).

L'hydropériode est le facteur (i.e. gradient) classiquement utilisé pour expliquer la distribution des amphibiens en milieux humides (Wellborn et al. 1996). Le recrutement des espèces sera assuré si l'hydropériode de l'étang est suffisamment longue pour permettre aux adultes de se reproduire, aux oeufs d'éclore et aux larves de se métamorphoser. Par contre, lorsque l'hydropériode s'allonge, la pression de prédation augmente ce qui affecte la composition de la communauté d'amphibiens (Skelly 1995a, b, 1997, 2001, Semlitsch 2000, Paton et Crouch 2002, Semlitsch 2002). Ainsi, les espèces se distribuent en fonction de leur habilité à se développer rapidement pour se métamorphoser avant l'assèchement de l'étang et à survivre en présence d'une pression de prédation plus élevée (Skelly 1995a, 2001, Smith et Van Buskirk 1995, Wellborn et al. 1996).

¹ Hydropériode : l'hydropériode d'un étang est le nombre de jour où celui-ci contient de l'eau. Un étang sera temporaire s'il s'assèche à chaque année, semi-permanent s'il s'assèche une à deux fois par décennie et permanent s'il ne s'assèche jamais (Snodgrass et al. 2000, Paton et Crouch 2002, Semlitsch 2002).

Le degré d'ouverture de la canopée arborescente est un autre facteur (i.e., gradient) important qui structure les communautés d'amphibiens (Skelly et al. 1999, 2002, Werner et Glennemeier 1999) et qui demeure peu étudié (Skelly et al. 2002). Les feux de forêts, l'exploitation forestière et la présence du castor peuvent ouvrir la canopée forestière, alors que la succession forestière peut contribuer à la fermeture de celle-ci au-dessus des étangs. Ces changements de la canopée arborescente affecte la reproduction et la distribution des amphibiens, certaines espèces (e.g., *P. crucifer*, *B. americanus*) évitant de se reproduire dans les étangs complètement fermés, alors que d'autres espèces (e.g., *R. sylvatica*) se reproduisent dans les étangs ouverts ou fermés (Werner et McPeck 1994, Skelly et al. 1999, 2002, Skelly et Freidenburg 2000, Skelly 2001, Halverson et al. 2003). La température de l'eau, la concentration en oxygène dissous ainsi que l'abondance et la composition des ressources alimentaires (e.g., périphyton) seraient les principaux mécanismes associés à la modification de la distribution des amphibiens en fonction du degré d'ouverture de la canopée arborescente (Skelly 2001, Skelly et al. 2002, Skelly et Golon 2003).

Parmi les 13 espèces d'amphibiens recensées dans la région du Bas-Saint-Laurent (Desroches et Rodrigue 2004), 11 utilisent les étangs forestiers pour une partie de leur cycle vital tout en étant dépendants du milieu terrestre environnant pour s'alimenter et hiberner. Les forêts du Bas-Saint-Laurent étant exploitées de manière continue depuis le début du 20^e siècle, elles s'avèrent aujourd'hui profondément transformées (Fortin et Lechasseur 1999). Plusieurs études ont démontré que certaines pratiques forestières (e.g., coupe totale, éclaircie pré-commerciale) agissent négativement sur les populations

d'amphibiens en perturbant les caractéristiques des microhabitats aquatiques et terrestres, en plus de fragmenter le paysage (Petranka et al. 1993, 1994a, deMaynadier et Hunter 1995, Gibbs 1998b, Hecnar et M'Closkey 1998, Waldick et al. 1999, DiMauro et Hunter 2002, Russell et al. 2002b, Trottier 2006).

Certains traitements forestiers dégradent les conditions des microhabitats nécessaires aux différentes populations d'amphibiens en : (1) éliminant l'ombrage (i.e., canopée arborescente) ; (2) en augmentant la température et en diminuant l'humidité du sol ; (3) en compactant la litière ; et (4) en réduisant le nombre de débris ligneux au sol (Petranka et al. 1993, deMaynadier et Hunter 1995, 1999, Waldick 1997, Waldick et al. 1999). De plus, la création de routes forestières est une source de mortalité directe et entrave les mouvements des amphibiens entre les différents habitats (deMaynadier et Hunter 2000). La création de routes et le passage de la machinerie dans les coupes forestières modifient l'hydropériode des étangs déjà existant (deMaynadier et Hunter 1995, Waldick 1997, Waldick et al. 1999) et entraîne la création de nouveaux étangs souvent temporaires dont l'impact sur la reproduction des amphibiens peut s'avérer négatif (Waldick et al. 1999, DiMauro et Hunter 2002).

Au Québec, les étangs situés dans les zones d'interventions forestières sont protégés par la loi sur les forêts et le règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'état (Gouvernement du Québec 2006). Une lisière boisée d'une largeur de 20 m doit être laissée sur les rives des étangs d'environ 1 ha. Ainsi, les étangs de plus

petite taille demeurent sans protection, et ce, malgré leur importance pour les populations d'amphibiens (Gibbs 1993, 2000, Semlitsch et Bodie 1998, Russell et al. 2002a).

Les étangs de petites tailles sont souvent utilisés par un plus grand nombre d'espèces pour la reproduction et produisent plus de métamorphes que les étangs permanents qui contiennent des populations de poissons prédateurs (Pechmann et al. 1989, Snodgrass et al. 2000). Puisque les étangs de petites tailles (moins de 4 ha) sont les plus nombreux dans plusieurs écosystèmes, leur perte réduit le nombre et la densité des sites de reproduction, ce qui diminue le recrutement de juvéniles et affecte le maintien de la métapopulation (Gibbs 1993, Semlitsch et Bodie 1998).

Dans le cadre de ce projet de recherche, nous avons étudié l'impact de l'exploitation forestière sur les communautés d'amphibiens qui utilisent les étangs forestiers semi-permanents de moins de 0,2 ha pour au moins une partie de leur cycle vital. Le principal facteur d'habitat (i.e., gradient) étudié est celui de la canopée arborescente qui est modifiée par la présence des coupes forestière et la construction de route. Peu d'études ont examiné les effets des pratiques forestières sur les amphibiens utilisant les étangs forestiers (deMaynadier et Hunter 1995). Des comparaisons au niveau de la richesse et l'abondance entre plusieurs étangs (Guerry et Hunter 2002, Russell et al. 2002a) sont nécessaires tout comme l'évaluation du succès de reproduction dans les étangs anthropiques (e.g., construction des routes forestières, passage de la machinerie dans les coupes forestières) (deMaynadier et Hunter 1995). En plus de palier à ces lacunes, cette étude permettra : (1) d'approfondir les connaissances sur l'impact de l'exploitation

forestière sur les communautés d'amphibiens ; et (2) de proposer des mesures de mitigation à appliquer lors de travaux sylvicoles et ce principalement concernant l'aménagement des étangs anthropiques.

Les communautés d'amphibiens d'étangs perturbés et ouverts (i.e., intérieur des coupes forestières et bordure des routes forestières) ont été comparées à celles d'étangs non-perturbés et partiellement fermés par la canopée arborescente (i.e., milieux forestiers résiduels). Les amphibiens de 30 étangs semi-permanents ont été étudiés par une combinaison de techniques d'inventaires : (1) écoute des chants de reproduction ; (2) décompte des masses d'œufs ; (3) capture des larves avec des nasses ; et (4) capture des adultes avec des filets. De plus, une caractérisation de chaque étang a été réalisée au niveau de la géographie (e.g., étangs environnants), de la morphométrie (e.g., superficie et profondeur), de la physico-chimie (e.g., transparence, oxygène, pH, température de l'eau), de la végétation environnante (e.g., % canopée forestière), du substrat et du recouvrement de l'étang (e.g., recouvrement par les plantes flottantes, les débris ligneux).

L'objectif de cette étude est de caractériser les communautés d'amphibiens (i.e., richesse, abondance, développement et croissance larvaire) utilisant les étangs semi-permanents et les facteurs d'habitat qui influencent les populations d'amphibiens observées. L'ouverture de la canopée forestière par les activités anthropiques devrait influencer la richesse, l'abondance ainsi que la croissance et le développement larvaire des amphibiens. Les étangs situés dans les milieux forestiers résiduels, étant peu perturbés, devraient posséder une richesse d'amphibien et une abondance plus élevées. Par contre,

les étangs sans couverture arborescente (i.e., les étangs situés en bordure des routes forestières et à l'intérieur des coupes forestières) devraient permettre une croissance et un développement larvaire plus rapide.

CHAPITRE 1

IMPACTS DE L'EXPLOITATION FORESTIÈRE SUR LES COMMUNAUTÉS D'AMPHIBIENS D'ÉTANGS SEMI-PERMANENTS DU BAS-SAINT-LAURENT

**Jacinthe BEAUCHAMP¹, Richard CLOUTIER^{1,2}, Luc SIROIS¹,
Alain CARON¹ et Jacques TROTTIER¹**

¹ Chaire de Recherche sur la Forêt Habitée

Département de Biologie, de Chimie et des Sciences de la Santé

Université du Québec à Rimouski

300 Allée des Ursulines, Rimouski, Québec, Canada, G5L 3A1

²Auteur de correspondance

Tél. (418) 723-1986 poste 1771

Fax : (418) 724-1849

Courriel : richard_cloutier@uqar.ca

IMPACTS DE L'EXPLOITATION FORESTIÈRE SUR LES COMMUNAUTÉS D'AMPHIBIENS D'ÉTANGS SEMI-PERMANENTS DU BAS-SAINT-LAURENT

RÉSUMÉ

Depuis les dernières décennies, l'exploitation forestière a entraîné un déclin mondial de plusieurs populations d'amphibiens. Dans le cadre de ce projet de recherche, nous avons étudié l'impact de l'exploitation forestière sur les communautés d'amphibiens qui utilisent les étangs forestiers semi-permanents de moins de 0,2 ha dans la région du Bas-Saint-Laurent au Québec. La richesse, l'abondance, la croissance et le développement larvaire des communautés d'amphibiens de 30 étangs appartenant à trois types de milieu (i.e., coupe forestière, route forestière et forêt résiduelle) ont été étudiés à l'aide de : (1) l'écoute des chants de reproduction ; (2) du décompte des masses d'œufs ; et (3) de la capture des larves et des adultes. La richesse (i.e., trois urodèles et six anoures) ne diffère pas de manière significative pour les trois types d'habitat, tandis que l'abondance par espèce varie en fonction du type d'habitat. De plus, la croissance et le développement larvaire sont plus rapides dans les étangs perturbés, la température de l'eau y est plus élevée due à l'absence de la canopée arborescente. Cette étude a donc permis de démontrer que les étangs situés en bordure des routes forestières sont des habitats favorables pour la reproduction de la plupart des espèces d'amphibiens du Bas-Saint-Laurent (exception de *Ambystoma laterale*) lorsqu'ils sont semi-permanents. Par contre, les étangs créés en bordure des routes et dans les coupes forestières sont généralement temporaires et leur hydropériode n'est pas suffisamment longue pour permettre la métamorphose complète des larves d'amphibiens. Pour contrer cet effet de trappe écologique, il est nécessaire d'aménager les étangs perturbés en améliorant notamment la profondeur et la superficie de ceux-ci afin d'allonger leur hydropériode.

Mots Clés : amphibiens, exploitation forestière, étangs semi-permanents, reproduction, développement larvaire.

INTRODUCTION

Depuis les dernières décennies, un déclin de plusieurs populations d'amphibiens a été observé mondialement (Barinaga 1990, Blaustein et Wake 1990, 1995, Wake et Morowitz 1991, Blaustein et al. 1994a, b, Wake 1998, Alford et Richards 1999, Houlihan et al. 2000, Blaustein et Kiesecker 2002). Près d'un tiers des espèces d'amphibiens connues (i.e., environ 5700 espèces) serait actuellement en déclin ou éteint (Stuart et al. 2004), faisant ainsi des amphibiens le groupe taxonomique animal le plus menacé (Beebee et Griffiths 2005). La destruction des habitats et la fragmentation du paysage (e.g., coupes forestières, drainage des milieux humides, agriculture, développement urbain, construction des routes) ont été identifiées comme les causes les plus importantes de ce déclin (Wake et Morowitz 1991, Blaustein 1994, Blaustein et al. 1994, Blaustein et Wake 1995, Wake 1998, Alford et Richards 1999, Lehtinen et al. 1999).

Les amphibiens sont particulièrement sensibles aux modifications locales du climat et de leurs microhabitats dus à certaines particularités écologiques et physiologiques. Étant ectothermes et détenant une peau perméable, ils ne peuvent s'éloigner des habitats humides et sont très vulnérables aux conditions extrêmes de température et de sécheresse. De plus, les amphibiens sont caractérisés par : (1) un cycle de vie complexe et biphasique qui les expose aux polluants aquatiques et terrestres ; (2) une perméabilité de leurs tissus (e.g., branchies, peau, membrane des œufs) ; (3) une faible capacité de dispersion ; (4) un domaine vital de petite taille ; et (5) une philopatrie à leur site de ponte (Blaustein et Wake 1990, Sinsch 1990, Dunson et al. 1992, Blaustein 1994, Blaustein et al. 1994, Duellman et Trueb 1994, deMaynadier et Hunter 1995, 1998).

Un grand nombre des espèces d'amphibiens utilise les étangs pour se reproduire tout en étant dépendant du milieu terrestre environnant pour s'alimenter et/ou hiberner. Ainsi, toutes perturbations qui agissent sur le milieu aquatique ou le milieu terrestre et qui empêchent la migration entre ces milieux, auront des conséquences potentiellement néfastes pour les populations d'amphibiens (Richter et Azous 1995, Semlitsch 1998, Semlitsch et Bodie 1998, Pope et al. 2000, Marsh et Trenham 2001, Guerry et Hunter 2002, Gibbons 2003). Le maintien de la connectivité entre les différents milieux de reproduction est aussi essentiel. Les populations de la plupart des étangs sont vulnérables à l'extinction, mais le maintien des processus de migration entre les étangs permet la recolonisation des sites ayant subi l'extinction et ainsi la survie des métapopulations (Sjögren 1991, Hecnar et M'Closkey 1996b, Gibbs 1998b, Alford et Richards 1999, Skelly 2001, Semlitsch 2002).

Certaines pratiques forestières (e.g., coupe totale, éclaircie pré-commerciale) agissent négativement sur les populations d'amphibiens en perturbant les caractéristiques des microhabitats aquatiques et terrestres, en plus de fragmenter le paysage (Petranka et al. 1993, 1994a, deMaynadier et Hunter 1995, Gibbs 1998b, Hecnar et M'Closkey 1998, Waldick et al. 1999, DiMauro et Hunter 2002, Russell et al. 2002b, Trottier 2006). La plupart des coupes forestières dégradent les conditions de microhabitats terrestres essentiels aux populations d'amphibiens en : (1) éliminant l'ombrage (i.e., canopée arborescente) ; (2) en augmentant la température et en diminuant l'humidité du sol ; (3) en compactant la litière ; et (4) en réduisant le nombre de débris ligneux au sol (Petranka et al. 1993, deMaynadier et Hunter 1995, 1999, Waldick 1997, Waldick et al. 1999). De

plus, la création de routes forestières est une source de mortalité supplémentaire et entrave les mouvements des amphibiens (deMaynadier et Hunter 2000).

Certaines pratiques de l'exploitation forestière modifie l'hydropériode des étangs déjà existants puisque le retrait de la canopée arborescente expose les étangs à une température et un taux d'évaporation plus élevé (deMaynadier et Hunter 1995, Waldick 1997, Waldick et al. 1999). De plus, certains traitements forestiers (e.g., passage de la machinerie dans les coupes) créés de nouveaux étangs souvent temporaires dont l'impact sur la reproduction peut s'avérer négatif (Waldick 1997, Waldick et al. 1999, DiMauro et Hunter 2002). Au Québec, les étangs situés dans les zones d'interventions forestières sont protégés par le règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'état. Une lisière boisée d'une largeur de 20 m doit être laissée sur les rives des étangs d'environ 1 ha et plus (Gouvernement du Québec 2006). Ainsi, les étangs de plus petites tailles seraient sans protection, et ce, malgré leur grande utilisation par les amphibiens pour la reproduction (Gibbs 1993, 2000, Richter et Azous 1995, Brooks et al. 1998, Semlitsch et Bodie 1998, Russel et al. 2002a).

Le facteur (i.e., gradient) classique utilisé pour expliquer la distribution des amphibiens en milieux humides est l'hydropériode (Wellborn et al. 1996). Chaque espèce se distribue en fonction de son habilité à se développer rapidement pour se métamorphoser avant l'assèchement de l'étang et à survivre en présence d'une pression de prédation qui varie en fonction de l'hydropériode (Skelly 1995a, 2001, Smith et Van Buskirk 1995, Wellborn et al. 1996). Le degré d'ouverture de la canopée arborescente est un autre facteur (i.e.,

gradient) important qui structure les communautés d'amphibiens (Skelly et al. 1999, 2002, Werner et Glennemeier 1999) et qui demeure peu étudié (Skelly et al. 2002). Les feux de forêts, l'exploitation forestière et la présence du castor peuvent ouvrir la canopée forestière, alors que la succession forestière peut contribuer à la fermeture de la canopée au-dessus des étangs. Ces changements de la canopée forestière affecte la distribution et la reproduction des amphibiens, certaines espèces (e.g., *Pseudacris crucifer*, *Bufo americanus*) évitant de se reproduire dans les étangs complètement fermées, alors que d'autres espèces (e.g., *Rana sylvatica*) se reproduisent dans les étangs ouverts ou fermés (Werner et McPeck 1994, Skelly et al. 1999, 2002, Skelly et Freidenburg 2000, Skelly 2001, Halverson et al. 2003). La température de l'eau, la concentration en oxygène dissous ainsi que l'abondance et la composition des ressources alimentaires (e.g., périphyton) seraient les principaux mécanismes associés à la modification de la distribution des amphibiens en fonction du degré d'ouverture de la canopée arborescente (Skelly 2001, Skelly et al. 2002, Skelly et Golon 2003).

Les forêts du Bas-Saint-Laurent au Nord-Est du Québec sont exploitées de manière continue depuis le début du 20^e siècle et s'avèrent aujourd'hui profondément transformées. De nos jours, l'exploitation des ressources naturelles est encore à la base de l'activité économique de cette région québécoise (Fortin et Lechasseur 1999). Parmi les 13 espèces d'amphibiens recensées dans cette région (Desroches et Rodrigue 2004), 11 utilisent les étangs forestiers pour une partie de leur cycle vital tout en étant dépendants du milieu terrestre environnant. Les espèces présentes étant à la limite nordique de leur

aire de répartition, elles sont d'autant plus sensibles aux perturbations anthropiques, tels l'exploitation forestière (Green 1997).

La présente étude traite de l'impact de l'exploitation forestière sur les communautés d'amphibiens qui utilisent les étangs forestiers semi-permanents de moins de 0,2 ha pour au moins une partie de leur cycle vital. Le principal facteur d'habitat (i.e., gradient) étudié est celui de la canopée arborescente qui est modifié par les pratiques sylvicoles. Les communautés d'amphibiens d'étangs perturbés et ouverts (i.e., intérieur des coupes forestières et bordure de routes forestières) ont été comparées à celles d'étangs non-perturbés et partiellement fermés par la canopée arborescente (i.e., milieux forestiers résiduels).

Les principaux objectifs de cette étude sont de caractériser les communautés d'amphibiens (i.e., richesse, abondance, croissance et développement larvaire) utilisant les étangs semi-permanents (i.e., un étang qui peut s'assécher une à deux fois par décennie) et de caractériser les facteurs d'habitat qui influencent les populations d'amphibiens. L'ouverture de la canopée forestière par les activités anthropiques devrait influencer la richesse, l'abondance ainsi que la croissance et le développement larvaire des amphibiens. Les étangs situés dans les milieux forestiers résiduels étant peu perturbés, devraient posséder une richesse en amphibien et une abondance plus élevées. Par contre, les étangs sans couverture arborescente (i.e., les étangs situés en bordure des routes forestières et à l'intérieur des coupes forestières) devraient permettre une croissance et un développement larvaire plus rapide.

MÉTHODOLOGIE

Région étudiée

La région d'étude se situe dans la région du Bas-Saint-Laurent dans le sud-est du Québec (Canada) dans la région naturelle des Appalaches. Cette région se situe à la transition entre le sud de la forêt boréale et la forêt décidue (Rowe 1972) et elle appartient au domaine bioclimatique du Québec de la sapinière à bouleau jaune (Robitaille et Saucier 1998). À l'échelle du Bas-Saint-Laurent, la forêt s'étend sur 88 % du territoire (Robitaille et Saucier 1998).

Localisation du site d'étude

Les inventaires ont été réalisés dans la partie Nord (48°09'00'' à 48°15'00''N ; 68°31'00'' à 68°36'00'') de la réserve faunique Duchénier. Ce territoire d'une superficie de 273 km² possède un couvert largement dominé par les essences résineuses telles que le sapin baumier (*Abies balsamea*), le thuya occidental (*Thuja occidentalis*), l'épinette noire (*Picea mariana*), l'épinette blanche (*P. glauca*) ainsi que le pin blanc (*Pinus strobus*). Les peuplements mixtes et feuillus se composent également d'érable à sucre (*Acer saccharum*), d'érable rouge (*A. rubrum*), du bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) et du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*).

Sélection des étangs

À l'été 2003, des ortho-photos et des photos aériennes infrarouges (1 : 15 000) ont été consultées afin de répertorier les zones humides, de moins d'un demi hectare, présentes dans la partie Nord de la réserve Duchénier. Une sélection au hasard a ensuite été réalisée

pour le suivi en 2004 parmi les étangs qui répondaient aux critères suivants : (1) utilisation par au moins une espèce d'amphibiens ; (2) hydropériode de type semi-permanente ; (3) taille inférieure à 0,2 ha ; (4) sans connexion à un cours d'eau ; (5) absence de poisson ; et (6) accessibilité, soit à moins de 500 m d'une route forestière. Trente étangs ont été sélectionnés : dix à l'intérieur d'une coupe forestière de moins de 10 ans (i.e., étangs créés par le passage de la machinerie lors des opérations de récolte), dix sur le côté des routes forestières (i.e., étangs créés suite à la construction des routes forestières) et dix à l'intérieur des milieux forestiers résiduels (Fig.1). Les étangs situés en bordure des routes forestières et à l'intérieur des coupes forestières sont des étangs perturbés présentant une canopée arborescente de type ouverte, tandis que les étangs situés dans les milieux forestiers résiduels sont des étangs non perturbés dont la canopée arborescente est dite fermée.

Méthodologie d'inventaire

Caractérisation de l'habitat et paramètres physico-chimiques

Les coordonnées géographiques ainsi que la distance à la route, à la forêt et à la coupe la plus proche en plus de la présence d'étangs dans un rayon de 100 m ont été relevées une fois au début de l'été. Les paramètres morphométriques (i.e., longueur, largeur et superficie) ont été mesurés trois fois entre les mois de mai et d'août, tout comme la description de la végétation et du substrat. Le couvert de fermeture (i.e. ombrage) au-dessus de l'étang par les plantes herbacées, les arbustes et les arbres a été estimé en plus du type de peuplement forestier environnant. Les espèces dominantes ont été identifiées pour chaque strate de végétation terrestre et aquatique. Une description du recouvrement

de la surface de l'eau a été réalisée afin d'établir le pourcentage d'eau libre versus le pourcentage occupé par les arbustes, les débris ligneux, la mousse, les algues et les plantes immergées, les plantes flottantes et les plantes émergentes. Le type de substrat de l'étang [e.g., débris ligneux, débris végétaux, feuilles mortes, humus, mousse, sédiments fins (i.e., sable ou vase) et rocheux (i.e., gravier et roc)] a aussi été estimé.

La profondeur maximale de l'étang tout comme les paramètres physico-chimiques ont été mesurés sur une base hebdomadaire (i.e., à 10 cm de la surface au dessus du point le plus profond de l'étang). La concentration en oxygène dissous, la température de l'eau, le pH et la conductivité ont été mesurés à différentes heures de la journée entre 8 et 17 heures à l'aide d'une multisonde YSI 600QS et d'un terminal portatif YSI 650 MDS suspendu à un bâton de 2 m de long, tandis que la transparence de l'eau a été évaluée visuellement en trois catégories (1 = clair ; 2 = intermédiaire ; 3 = opaque). De plus, 12 étangs ont été munis de sondes Vemco (modèle Minilog-TR 8 bit) programmées pour enregistrer la température de l'eau en continue aux 30 min.

Caractérisation des communautés d'amphibiens

Une combinaison de quatre techniques d'inventaires a été utilisée afin de caractériser les communautés amphibiennes (Heyer et al. 1994) : (1) écoute des chants de reproduction ; (2) décompte des masses d'œufs ; (3) capture des larves à l'aide de nasses ; et (4) capture des adultes à l'aide de filets-époussettes. La récolte des données s'est effectuée du 6 mai au 19 août 2004 afin de couvrir l'ensemble de la période de reproduction et du développement larvaire des espèces d'amphibiens à reproduction printanière (i.e.,

Ambystoma maculatum, *A. laterale*, *R. sylvatica*, *P. crucifer* et *B. americanus*). Chaque technique a été répétée de façon bihebdomadaire. Les paramètres climatiques ont été mesurés lors de chaque inventaire étant donné leur forte influence sur le niveau d'activité des amphibiens, (i.e., température de l'air, température de l'eau à 10 cm de la surface au dessus du point le plus profond de l'étang, niveau de précipitation entre 0 et 3, humidité relative, couvert nuageux et vitesse du vent selon l'échelle de Beaufort). En cas de forte pluie, aucun échantillonnage d'amphibiens a été effectué.

Des stations d'écoute ont été réalisées pour les 30 étangs suivis à six reprises du 6 mai au 15 juillet, afin de couvrir l'ensemble de la période de reproduction des anoues à reproduction printanière. Les inventaires ont été effectués 30 minutes après le coucher du soleil, et ce, jusqu'à minuit, lors des nuits présentant des conditions d'écoute optimales (i.e., vent inférieur à 5 sur l'échelle de Beaufort et absence de forte pluie). Deux observateurs ont écouté les chants de reproduction pendant une période de trois minutes, précédée de deux minutes d'attente sans bruit pour minimiser les risques de dérangement associés à l'arrivée à l'étang. Une cote d'écoute a été attribuée par espèce en fonction du nombre de chants entendus à l'étang suivi. Le système de cotation utilisé comprend quatre cotes d'écoute : 0 = aucun mâle entendu ; 1 = quelques mâles entendus, mais les chants ne se chevauchent pas ; 2 = quelques mâles qui peuvent parfois être comptés, mais les chants commencent à se chevaucher ; 3 = chorale, coassements continus et se chevauchant, individus dans l'ensemble impossible à dénombrer.

Un décompte diurne des masses d'œufs d'*A. maculatum*, *A. laterale*, *B. americanus* et *R. sylvatica* a été effectué à trois périodes entre le 11 mai et le 11 juin et ce, afin de couvrir toute la période de ponte de ces quatre espèces. Ce décompte a permis d'estimer l'effort de reproduction des quatre espèces et de dénombrer le nombre de femelle de *R. sylvatica* s'étant reproduites aux différents étangs, puisqu'une seule masse d'œufs par femelle est habituellement pondue (Crouch et Paton 2000). Deux observateurs ont parcouru la totalité de la superficie de l'étang pour localiser et identifier à l'espèce toutes les masses d'œufs présentes et d'estimer le pourcentage de masses d'œufs écloses.

La capture des larves d'amphibiens à l'aide de nasses à maille de 3 et 5 mm a été réalisée à trois reprises entre le 21 juin et le 23 juillet. Les larves d'amphibiens et les adultes de *Notophthalmus viridescens* ont été recensées à l'aide de cette technique. En plus l'utilisation de nasse a permis d'estimer l'abondance de larves de *R. sylvatica* (i.e., capture par unité d'effort) et de suivre leur croissance et leur développement. Les nasses ont été distribuées en périphérie de l'étang pour toute la nuit dans les différents microhabitats à une profondeur maximale de 20 cm afin de laisser un libre accès à la surface de l'eau. Le nombre de nasses installées a été proportionnel à la taille de l'étang soit deux nasses par 25 m² plus une nasse supplémentaire chaque fois que la superficie doublait (Olsen et al. 1997). Les individus capturés ont été identifiés et comptés. De plus 15 individus par espèce et par catégorie de nasses (i.e., maille de 3 et 5 mm) ont été mesurés (longueur totale et longueur museau-cloaque) et le stade de développement de Gosner (Gosner 1960) des têtards a été évalué et ce lors de chaque levée des nasses. Les amphibiens capturés ont été relâchés à l'endroit de capture.

De plus, afin de suivre plus précisément le développement des larves d'amphibiens en fonction des trois catégories d'habitat, trois larves de *R. sylvatica* ont été prélevées aux deux jours, et ce, pour six étangs (i.e., deux étangs par catégorie : coupe, forêt, route) du 10 mai au 19 août. Ces larves ont été fixées dans le formol 5 à 10 % et transférées dans l'éthanol 70% pour des analyses ultérieures (i.e., mesures morphométriques et stade de développement).

Un inventaire diurne des adultes a été effectué à l'aide de filets-épauillettes à quatre reprises entre le 31 mai et le 21 juillet afin d'obtenir une densité d'amphibiens adultes par espèce. À partir d'un point de départ, deux observateurs ont parcouru l'étang dans une direction opposée en zigzaguant entre le bord et le centre, et ce, jusqu'à la moitié de celui-ci. Afin de capturer les individus situés sur les berges de l'étang, chaque observateur est retourné au point de départ en marchant à une distance maximale de 3 m de la rive de l'étang. Le temps total alloué à la capture des amphibiens était proportionnel à la taille de l'étang. Tous les amphibiens aperçus étaient capturés, identifiés à l'espèce, mesurés (i.e., longueur totale et longueur museau-cloaque), sexés, marqués avec la technique de « toe-clipping » et relâchés à l'endroit de capture.

Analyses statistiques

L'effet de la catégorie d'habitat sur le nombre d'étang dans un rayon de 100 m et sur le couvert de fermeture moyen par les arbres, les arbustes et les plantes herbacées a été testé à l'aide de tests de Kruskal-Wallis (SYSTAT 9).

Une analyse en composante principale (ACP) (PROC PRINCOMP SAS 9,1) a été réalisée pour identifier les paramètres morphométriques (i.e., longueur, largeur, profondeur et superficie de l'étang) et physico-chimiques (i.e., température, oxygène, pH et conductivité) responsables des différences entre les catégories d'étang. Une transformation logarithmique de la superficie de l'étang a été utilisée pour respecter la normalité des données. Pour compléter l'analyse des paramètres physico-chimiques, des ANOVAs à un facteur ont été réalisées sur la transparences et les températures moyennes de l'eau prises lors des relevés hebdomadaires, tandis qu'un test de Kruskal-Wallis (SYSTAT 9) a permis de vérifier l'effet de la catégorie d'étang sur la température moyenne des 12 étangs munis de sonde Vemco.

Une MANOVA combinée à un test de contraste a été utilisée afin de vérifier l'effet de la catégorie de l'habitat sur la composition du recouvrement de la surface de l'eau. Les données avaient été préalablement transformées en $\log x + 0,01$. La multinormalité des résidus a été vérifiée en utilisant l'approche de Mardia (1975). L'effet de la catégorie d'habitat sur la composition du substrat n'a pas pu être testé, à cause du non respect de la multinormalité.

Des ANOVAs (PROC GLM SAS 9.1) à trois facteurs (i.e., catégorie d'étang, type de couvert et numéro de l'étang) partiellement hiérarchique ont été réalisées afin de vérifier l'effet de la catégorie d'étang sur les données d'écoute des chants de reproduction, sur la densité de masses d'œufs, le pourcentage d'œuf éclos ainsi que sur la densité, la croissance et le développement des larves de *R. sylvatica*. Les données de densité de

masses d'œufs et de densité de larves de *R. sylvatica* ont été transformées en $\log x + 0,01$. Des ANOVAs à un facteur ont permis de vérifier l'effet de l'habitat sur les données transformées en $\log x + 0,01$ du nombre moyen d'espèces par étang et de la densité moyenne d'anoures adultes.

Afin de vérifier si la présence d'une espèce pour un type d'inventaire donné variait en fonction de l'habitat, des tests de G ont été utilisés. De plus, des matrices de corrélation de Spearman ont permis de vérifier l'intensité des relations entre les paramètres de l'habitat et les différentes espèces d'amphibiens présentes.

La normalité des résidus a été vérifiée par le test de Kolmogorov-Smirnov pour les différentes ANOVAs réalisées (SAS 9.1 et SYSTAT 9). L'examen visuel de la variabilité des résidus et des estimés nous a permis de vérifier le degré d'homoscédasticité pour les ANOVAs à plus d'un facteur alors que le test de Cochran a été utilisé pour les ANOVAs à un facteur. Des tests de comparaison multiple complémentaires aux analyses ont été utilisés soit des tests de Tukey paramétriques ou non-paramétriques (SYSTAT 9) et LSMEANS (SAS 9.1). Le seuil de signification retenu est de 5 % pour l'ensemble des analyses.

RÉSULTATS

Caractéristiques de l'habitat

Le couvert moyen de fermeture arborescent (Kruskal-Wallis, $H_2 = 23,79$; $p < 0,001$), arbustif (Kruskal-Wallis, $H_2 = 9,09$; $p = 0,011$) et herbacé (Kruskal-Wallis, $H_2 = 11,41$; $p = 0,003$) diffère significativement entre les trois types d'habitats (Tab. 1). Les étangs de forêt possèdent un couvert arborescent élevé (14,50 %) comparativement aux étangs perturbés (moins de 5 %). Par contre, les étangs perturbés ont un couvert herbacé moyen important, atteignant 21,33 % pour les étangs de route, alors qu'il est de moins de 5 % pour les étangs de forêt.

Le contexte environnant des étangs diffère en fonction des catégories d'habitats. Seulement 40 % des étangs de forêt résiduelle sont situés à moins de 50 m d'une route forestière comparativement à 80 % et 100 % des étangs de coupe et de route (Tab. 2). De plus, 30 % des étangs de coupe sont situés à plus de 50 m d'une forêt résiduelle. Le nombre d'étangs environnant dans un rayon de 100 m diffère significativement en fonction des catégories d'habitats (ANOVA, $F_{2,29} = 3,59$; $p = 0,041$) ; les étangs situés en bordure des routes étant entourés d'un plus grand nombre d'étangs (Tab. 1).

Selon l'axe 1 (47 % de la variance) de l'analyse en composantes principales, les étangs de forêts résiduelles sont caractérisés par: (1) une longueur, une largeur, une superficie et une profondeur élevées et (2) un pH et une conductivité élevés comparativement aux étangs perturbés de bord de route forestière et d'intérieur de coupe (Fig. 2). La superficie moyenne des étangs situés dans les forêts résiduelles est de 796,89 m² comparativement à

359,68 m² pour les étangs de coupe et 149,65 m² pour les étangs de bord de route (Tab. 1). Les étangs de forêt résiduelle ont une profondeur moyenne de plus d'un mètre comparativement à moins de 75 cm pour les étangs perturbés (Tab. 1).

À l'opposé, les étangs d'intérieur de coupe forestière et de bord de route ont une température élevée et un niveau d'oxygène dissous supérieure aux étangs de forêts résiduelles (Fig. 2). La température moyenne pour les relevés hebdomadaires des étangs diffère (ANOVA, $F_{2, 29} = 6,94$; $p = 0,004$), la température de l'eau des étangs de forêt résiduelle est de $14,6\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,37$ comparativement à $16,6\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,64$ pour les étangs de coupe et $17,5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,62$ pour les étangs de route. Les mesures de température de l'eau prises en continue dans les 12 étangs munis de sonde confirment les résultats observés lors des relevés hebdomadaires de température (Kruskal-Wallis, $H_2 = 2,40$; $p = 0,000$) (Fig. 3). La température de l'eau moyenne des étangs de forêt résiduelle est plus faible ($12,8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,04$) comparativement aux étangs perturbés (coupe $14,1\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,05$ et route $14,7\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,05$).

L'eau est plus claire dans les étangs de coupe et de forêt résiduelle comparativement aux étangs de bordure de route (ANOVA, $F_{2,29} = 6,07$; $p = 0,007$) (Tab. 1). Le recouvrement de l'eau diffère en fonction des catégories d'habitat (MANOVA, $F_{12,44} = 3,18$; $p = 0,003$) et cette différence se situe au niveau des étangs de route avec les étangs de forêt et de route (Test de contraste Wilks' lambda, $F_{6,22} = 3,43$ à $4,16$; $p = 0,006$ à $0,015$) (Tab. 1). Le recouvrement de l'eau par les plantes émergentes est important pour les étangs de route et de coupe, tandis que les arbustes, les débris ligneux et la mousse prédominent

dans les étangs de coupe et de forêt (ANOVA, $F_{2, 29} = 3,72$ à $10,91$; $p = 0,000$ à $0,038$) (Tab. 1).

La composition du substrat tend également à varier en fonction de la catégorie d'étang (Tab. 1). Les substrats de sédiments fins, de roches et de débris végétaux sont rencontrés principalement dans les étangs de bord de route, alors que les substrats d'humus et de mousses se retrouvent plus fréquemment dans les étangs de forêt et de coupe. De plus, une quantité plus importante de feuilles mortes et de débris ligneux est retrouvée dans le fond des étangs de forêt résiduelle.

Populations amphibiennes

Parmi les 11 espèces d'amphibiens utilisant les étangs qui sont répertoriés dans le Bas-Saint-Laurent (Desroches et Rodrigue 2004), neuf (i.e., six anoues et trois urodèles) ont été recensées dans les 30 étangs semi-permanents suivis sur le territoire de la réserve Duchénier en 2004 (Tab. 3, 4). Seules *R. pipiens* et *R. palustris* n'ont pas été échantillonnées en 2004.

Abondance et distribution

Un total de 3390 masses d'œufs a été dénombré, 4132 larves d'anoues et d'urodèles capturées avec les nasses et 649 anoues adultes capturés au filet-épuisette. Parmi les neuf espèces échantillonnées, cinq se sont reproduites à l'été 2004 : *A. laterale*, *A. maculatum*, *B. americanus* (1 étang), *P. crucifer* et *R. sylvatica*. De plus, des larves de *R. clamitans*

âgées d'un an (i.e., œufs pondus à l'été 2003) ont été échantillonnées dans un étang de bord de route.

L'écoute des chants de reproduction a permis de recenser cinq des six espèces d'anoures répertoriées sur le site d'étude, seul *R. septentrionalis* n'a pas été entendu aux étangs suivis (Tab. 3, 4). Des analyses statistiques ont été réalisées seulement sur *P. crucifer* et *R. sylvatica*, les autres espèces n'ayant pas été entendues à un nombre d'étangs suffisamment élevé. Il n'y a pas de différence significative de la cote d'écoute moyenne (i.e., varie entre 0 et 3) par relevé pour les trois types d'étangs pour *P. crucifer* (ANOVA, $F_{10,135} = 0,55$; $p = 0,852$) contrairement à *R. sylvatica* (ANOVA, $F_{10,135} = 3,67$; $p < 0,001$). *R. sylvatica* tend à présenter une cote d'écoute moyenne supérieure pour les étangs de forêt résiduelle ($1,50 \pm 0,20$) comparativement aux étangs de coupe ($0,75 \pm 0,17$) et de route ($0,65 \pm 0,15$).

Des masses d'œufs de quatre espèces ont été recensées lors des trois périodes d'échantillonnage réalisées, soit 973 masses d'*A. maculatum*, 1146 masses d'*A. laterale*, 1270 masses de *R. sylvatica* et une seule masse de *B. americanus* (Tab. 4). Il y a une différence significative de la catégorie d'étang sur la densité totale de masses d'œufs provenant des quatre espèces et ce en fonction du relevé d'inventaire (ANOVA, $F_{4, 54} = 8,57$; $p < 0,001$) (Tab. 5). Lors du relevé 1, la densité totale de masse d'œufs diffère entre les étangs de route et ceux de coupe et de forêt résiduelle (LSMEANS, $p < 0,05$). Pour les relevés 2 et 3, la différence de la densité totale de masses d'œufs des quatre espèces se situe entre les trois catégories d'habitat (LSMEANS, $p < 0,05$). La densité d'œuf

moyenne lors du relevé 3 (i.e., total des masses d'œufs pondus lors des trois inventaires) pour les étangs de coupe (1727,51 masses d'œufs) est inférieure à ceux des étangs de forêt résiduelle (2640,49 masses d'œufs) et ceux de route (3302,30 masses d'œufs).

R. sylvatica et *A. maculatum* se sont reproduit dans tous les étangs à l'exception d'un étang de coupe pour *A. maculatum* (Tab. 3). Le nombre d'étangs utilisé pour la reproduction par *A. laterale* diffère en fonction de la catégorie d'étang (Test de G, $G_{0,05} = 15,38$; $p < 0,001$). *A. laterale* s'est reproduit dans 100 % des étangs forestiers comparativement à 35 % des étangs perturbés. De plus, la densité totale de masses d'œufs d'*A. laterale* dans les étangs forestiers (1131,05 masses d'œufs) est trois fois plus élevée que celle des étangs de route (370,52 masses d'œufs) et six fois plus élevée que celle des étangs de coupe (183,06 masses d'œufs) (Tab. 5). À l'opposé d'*A. laterale*, la densité de masses d'œufs d'*A. maculatum* et de *R. sylvatica* était plus élevée dans les étangs de route (Tab. 5). La densité de masses d'œufs d'*A. maculatum* diffère significativement en fonction des catégories d'étangs et du relevé d'inventaire (ANOVA, $F_{4,54} = 7,09$; $p < 0,001$). Lors du relevé 1, la densité de masses d'œufs d'*A. maculatum* diffère entre les étangs de route et ceux de coupe et de forêt résiduelle (LSMEANS, $p < 0,05$). Pour les relevés 2 et 3, la densité de masses d'œufs diffère entre les 3 catégories d'habitat (LSMEANS, $p < 0,05$).

L'utilisation des nasses a permis de capturer des larves de l'été de *P. crucifer*, *R. sylvatica* et des deux espèces d'Ambystomatidae (i.e., sans référence à l'espèce). Seul les données de capture pour les larves de *R. sylvatica* ont été analysées, puisque les autres

larves n'était pas suffisamment grosses pour rester captives dans les nasses à mailles de 5 mm. Le nombre moyen de larves capturées de *R. sylvatica* par nasse varie en fonction de la catégorie d'habitat et du relevé (ANOVA, $F_{4,54} = 12,18$; $p < 0,001$) (Fig. 4). Pour les deux premiers relevés le nombre moyen de larves capturées par nasse croît des étangs de forêt résiduelle aux étangs de coupe et de route, alors que le nombre de larves capturées est plus élevé dans les étangs de forêt pour le troisième relevé (les larves d'étangs ouverts s'étant majoritairement métamorphosées).

Croissance et développement

Nos résultats démontrent que l'éclosion des masses d'œufs est plus rapide dans les étangs de bord de route et d'intérieure de coupe forestière comparativement aux étangs de forêt résiduelle (Tab. 6). Pour *A. laterale* et *A. maculatum*, l'effet de la catégorie d'étang sur le pourcentage d'œuf non éclos varie en fonction du relevé d'inventaire (ANOVA, $F_{4,49} = 3,89$ à $4,61$; $p = 0,003$ à $0,013$). Le pourcentage d'œuf non éclos d' *A. laterale* diffère significativement (LSMEANS, $p < 0,05$) pour les étangs de forêt lors du deuxième relevé, 85 % des masses d'œufs n'étaient pas écloses dans les étangs fermés comparativement à 42 % pour les étangs ouverts (ANOVA, $F_{2,27} = 6,76$; $p = 0,009$). Pour *A. maculatum*, lors du relevé 3, les étangs en forêt sont différents de ceux de coupe ou de route (LSMEANS, $p < 0,05$), 99 % des masses d'œufs n'étaient pas écloses dans les étangs fermés comparativement à 60 % pour les étangs ouverts. Pour *R. sylvatica*, l'éclosion des masses d'œufs diffère significativement en fonction de la catégorie d'étang (ANOVA, $F_{2,27} = 4,08$; $p = 0,028$). Lors du relevé 1, l'éclosion est débutée seulement dans les étangs de bord de route.

La croissance et le développement en stade de Gosner des têtards de *R. sylvatica* sont plus faibles dans les étangs forestiers comparativement aux étangs ouverts (Tab. 7). Le développement varie en fonction de la catégorie d'habitat et du relevé (ANOVA, $F_{4,43} = 2,66$; $p = 0,045$) et cette différence se situe entre les étangs de forêt résiduelle et les étangs ouverts pour les trois relevés (LSMEANS, $< 0,05$). La longueur totale diffère aussi significativement en fonction de la catégorie d'habitat et du relevé (ANOVA, $F_{4,43} = 2,77$; $p = 0,039$) et cette différence se situe aussi entre les étangs de forêt résiduelle avec les étangs ouverts pour les deux premiers relevés (LSMEANS, $< 0,05$). Pour le dernier relevé, la majorité des larves de *R. sylvatica* s'était métamorphosée dans les étangs ouverts et avait migrée vers le milieu terrestre environnant.

La croissance et le développement plus faible des larves de *R. sylvatica* dans les étangs de forêt résiduelle a aussi été constatés lors des prélèvements bi-journaliers effectués sur six étangs (Fig. 5). L'éclosion des larves (stade de Gosner 25) a débuté le 18 mai pour les étangs ouverts tandis que l'éclosion des larves dans les étangs fermés s'est étalé du 26 mai au 5 juin. Le nombre de jour de croissance avant la métamorphose pour les larves des étangs ouverts varient entre 54 et 62 jours comparativement à 68 et 73 jours pour les étangs fermés. Les premiers individus qui se sont métamorphosés (stade de Gosner 45) ont été capturés de 69 à 77 jours après la ponte pour les quatre étangs perturbés tandis que la métamorphose est survenue de 85 à 103 jours après la ponte pour les deux étangs en milieu forestier non perturbés.

Diversité

Les neuf espèces d'amphibiens, exception du *B. americanus*, ont été recensées dans les trois catégories d'habitats (Tab. 3 et 4). Le nombre moyen d'espèces par étang toutes techniques d'inventaires confondues est légèrement supérieur pour les étangs forestiers comparativement aux étangs perturbés (ANOVA, $F_{2,29} = 8,00$; $p = 0,002$) (Tab. 8). Par contre, la densité moyenne d'anoures adultes capturés est plus élevée pour les étangs perturbés comparativement aux étangs de forêt (ANOVA, $F_{2,29} = 9,47$; $p < 0,001$). Il est à noter que 44,25 % des captures d'adulte de *R. catesbeiana* avaient déjà été marquées, comparativement à 36,00 % pour *R. clamitans*, 20,70 % pour *R. septentrionalis* et 2,41 % pour *R. sylvatica*.

Relations entre les paramètres de l'habitat et les espèces échantillonnées

B. americanus et *N. viridescens* n'ont pas été considérées dans cette analyse à cause des faibles effectifs recensés. Les paramètres d'habitats qui affectent l'abondance de *R. sylvatica* semblent changer en fonction du cycle vital (Tab. 9). La cote d'écoute est positivement corrélée avec la superficie, la profondeur, la fermeture arborescente, le recouvrement arbustif, le substrat de feuilles mortes et la conductivité, mais négativement corrélée avec la fermeture herbacée et le substrat de débris végétaux. Au contraire, la densité d'œufs est positivement corrélée avec le nombre d'étangs environnants, la fermeture herbacée, le recouvrement par les plantes émergentes, la température de l'eau et la transparence (i.e., retrouvée dans des étangs opaques), mais négativement corrélée avec la fermeture arborescente, le substrat de débris ligneux, de feuilles mortes et de mousse ainsi qu'avec le pH. L'abondance de larves est positivement corrélée avec le substrat d'humus et négativement associée avec l'oxygène dissous et le pH. Quant à

l'abondance d'adultes, elle est positivement corrélée avec la fermeture herbacée, le recouvrement par les plantes émergentes et négativement par la superficie et le substrat de feuilles mortes et de débris ligneux.

La densité d'œufs d'*A. maculatum* est négativement corrélée à la présence de mousse dans les étangs, alors que celle d'*A. laterale* est négativement associée avec la fermeture herbacée, la température de l'eau et le niveau de transparence (i.e., retrouvé dans les étangs clairs) (Tab. 10). *A. laterale* est positivement corrélée avec la superficie, la profondeur, la fermeture arborescente, le substrat d'humus et de feuilles mortes ainsi qu'avec le pH et la conductivité.

La cote d'écoute des chants de reproduction de *P. crucifer* est corrélée positivement avec la fermeture herbacée, le recouvrement par les plantes émergentes, et le substrat de débris végétaux (Tab. 10). L'abondance de larves est corrélée positivement avec le nombre d'étangs environnants et négativement avec la superficie, la profondeur, la fermeture arborescente, le substrat de débris ligneux et de feuilles mortes ainsi qu'avec le recouvrement arbustif.

En ce qui concerne les trois espèces strictement aquatiques, l'abondance d'adultes de *R. catesbeiana* est négativement corrélée par la présence de substrat d'humus, rencontré principalement dans les étangs de forêt ou de coupe (Tab. 10). *R. clamitans* est négativement corrélée avec la superficie, la profondeur, le recouvrement arbustif, la conductivité, le substrat de débris ligneux, de feuilles mortes et de mousse et

positivement corrélée avec le nombre d'étangs environnants et le niveau de transparence (i.e., retrouvée dans des étangs opaques). L'abondance de *R. septentrionalis* est négativement corrélée avec la profondeur, le recouvrement en eau libre, le substrat de sédiments fins et positivement corrélée avec la présence d'humus.

DISCUSSION

Selon plusieurs auteurs (Hecnar et M'Closkey 1996a, 1998, Kolozsvary et Swihart 1999, Lehtinen et al. 1999, Marsh et Trenham 2001, Skelly 2001, Guerry et Hunter 2002, Brodman et al. 2003, Trenham et al. 2003), la distribution des amphibiens en milieu aquatique s'explique par deux ensembles de facteurs qui influencent le choix des sites de pontes, le développement, la croissance et la survie des larves : (1) les conditions environnementales biotiques et abiotiques de l'étang et (2) le contexte spatial entourant l'étang (i.e., l'isolation des étangs et la qualité de l'habitat terrestre environnant). Notre étude a permis de confirmer l'influence de l'exploitation forestière sur les populations d'amphibiens par l'entremise de ces deux ensembles de facteur.

Conditions environnementales de l'étang

Les étangs non perturbés de forêt résiduelle (i.e., classés fermés) ont une superficie et une profondeur plus élevées ainsi qu'un couvert arborescent et arbustif plus développé. Par conséquent, l'eau y est plus froide d'un à deux degrés. Au contraire, les étangs de route et de coupe (i.e., classés ouverts) sont principalement caractérisés par une superficie et une profondeur réduites et par un faible couvert arborescent ce qui favorise le développement des plantes émergentes (e.g., *Typha latifolia*, *Carex* spp.) et une température de l'eau plus élevée. Ces différences ont des répercussions sur les populations d'amphibiens au niveau de : (1) la vitesse de déroulement du cycle de reproduction et (2) la distribution de certaines espèces.

Croissance et développement larvaire

Le dégel tardif et la température de l'eau plus faible des étangs de forêts ont des répercussions importantes au niveau de toutes les phases du cycle de reproduction pour toutes les espèces d'amphibiens. Un retard de la reproduction des différentes espèces a été démontré, l'éclosion des masses d'œufs de *R. sylvatica* et des deux espèces d'Ambystomatidae est retardée dans les étangs fermés tout comme la croissance, le développement et la métamorphose des larves de *R. sylvatica*.

Un retard de la croissance et du développement des larves d'amphibiens dans les étangs fermés comparativement aux étangs ouverts a été démontré dans plusieurs études (Skelly et al. 1999, 2002, Werner et Glennemeier 1999, Relyea 2002, Halverson et al. 2003, Yurewicz 2004). En Amérique du Nord, les étangs situés dans les jeunes stades de succession, comme les étangs d'intérieur de coupe forestière et de bord de route, sont souvent sans couverture arborescente, tandis que les étangs situés dans les forêts matures peuvent devenir complètement couverts par la canopée arborescente (Skelly et al. 1999). Les étangs fermés sont généralement moins favorables pour la croissance et le développement des amphibiens à cause de facteurs tels : (1) le manque de lumière ; (2) la température de l'eau plus froide ; (3) la concentration en oxygène dissous inférieure ; (4) la productivité primaire réduite ; et (5) des ressources alimentaires moins diverses et une faible abondance de périphyton (Skelly et al. 1999, 2002, Werner et Glennemeier 1999).

Parmi ces cinq facteurs, la température de l'eau et la composition des ressources alimentaires pourraient être responsables de la croissance et du développement plus lents

des têtards de *R. sylvatica* dans les étangs de forêt résiduelle sur la réserve Duchénier. Selon Skelly et al. (2002), la température de l'eau serait le facteur le plus important pouvant influencer la croissance et le développement des larves. Les amphibiens étant ectothermes, la température de l'eau influence plusieurs processus physiologiques dont ceux liés à la croissance et au développement (Smith-Gill et Berven 1979, Berven et Gill 1983, Berven 1987, Riha et Berven 1991, Newman 1998). Deuxièmement, la présence d'une forte canopée arborescente réduit la quantité de lumière disponible pour la productivité du périphyton (Skelly et al. 2002), tout en influençant la nature du substrat benthique. Ces deux types de ressources alimentaires sont importantes pour la croissance et le développement des larves d'amphibiens (Wassersug 1975, Kupferberg 1997). Les têtards de *R. sylvatica* et de *P. crucifer* auraient plus de difficulté à assimiler la matière organique provenant du substrat d'étang fermé (composé majoritairement de feuilles mortes) comparativement à celui des étangs ouverts (composé majoritairement de végétations émergentes sénescents) (Skelly et Golon 2003).

Chez les amphibiens, le taux de croissance est un paramètre important qui affecte la survie des larves, des juvéniles et des adultes tout comme la contribution de l'individu aux générations futures (Wilbur 1980, Berven et Gill 1983, Werner 1986, Smith 1987, Semlitsch et al. 1988, Berven 1990, Skelly 1997). Les larves ayant une croissance réduite ont une métamorphose tardive, ce qui augmente les risques de mortalité associés aux prédateurs, à l'assèchement de l'habitat ou à la venue de l'hiver (Wilbur et Collins 1973, Wilbur 1980, Werner 1986). Une métamorphose hâtive implique que les juvéniles auront plus de temps pour se nourrir et croître en milieu terrestre avant la venue de l'hiver

(Semlitsch et al. 1988), facteur non négligeable puisque pour plusieurs espèces, plus de 80 % de la croissance survient en milieu terrestre (Werner 1986). De plus, les juvéniles de plus grandes tailles et ceux s'étant métamorphosés tôt ont une probabilité de survie plus élevée lorsqu'ils sont adultes, atteignent leur maturité sexuelle plus tôt et détiennent une taille plus élevée à maturité sexuelle (Berven 1990). Ainsi, il serait avantageux pour certaines espèces d'amphibiens de se reproduire dans les étangs ouverts.

Distribution des amphibiens

Un retard de la croissance et du développement des larves d'amphibiens dans les étangs fermés peut influencer la distribution des amphibiens. Certaines espèces sont complètement éliminées de ces étangs puisqu'elles ne peuvent se métamorphoser avant l'assèchement de l'étang ou la venue de l'hiver (Skelly et al. 2002). *P. crucifer*, *N. viridescens* et *B. americanus* éviteraient ainsi de se reproduire dans les étangs dont la couverture arborescente est de plus de 75 %, alors que *R. sylvatica*, *A. laterale* et *A. maculatum* peuvent se retrouver en importance similaire dans les étangs ouverts ou fermés (Skelly et al. 1999, 2002, Werner et Glennemeier 1999).

Dans notre étude, les quatre même espèces² (i.e., *A. laterale*, *A. maculatum*, *P. crucifer* et *R. sylvatica*) utilisent les étangs de forêts résiduelles et les étangs anthropiques pour la ponte de leur(s) masse(s) d'œufs. Étant donné que les étangs de forêt résiduelle étaient

² Les étangs suivis étaient tous semi-permanents, par conséquent, seules les espèces pouvant se métamorphoser durant le premier été (i.e., *A. laterale*, *A. maculatum*, *B. americanus* dans un étang, *P. crucifer* et *R. sylvatica*) se sont reproduites dans les étangs suivis, à l'exception d'un étang où des larves de *R. clamitans* d'un an ont été recensées. *R. clamitans*, *R. catesbeiana* et *R. septentrionalis* possèdent un stade larvaire qui s'échelonne sur plus d'un an au Québec (Desroches et Rodrigue 2004), ce qui nécessite l'utilisation d'étangs permanents pour la reproduction avec une profondeur élevée pour éviter les risques associés au gel ou au manque d'oxygène durant l'hiver (Wellborn et al. 1996, Babbitt et al. 2003).

de grande taille, la canopée arborescente ne couvrirait pas l'ensemble du bassin, ce qui pourrait expliquer qu'aucune espèce d'étangs ouverts n'a été totalement exclue des étangs fermés comme démontré dans les études précédentes (e.g., Skelly et al. 1999, 2002, Werner et Glennemeier 1999). Néanmoins, le degré d'ouverture de la canopée arborescente influence le choix des étangs de reproduction. *A. maculatum* et *R. sylvatica* semblent sélectionner les étangs de bord de route pour la reproduction, la densité d'œufs y étant plus élevée. À l'opposé, *A. laterale* préconise les étangs de forêt résiduelle au détriment des étangs perturbés pour la reproduction.

R. sylvatica est une espèce reconnue pour se reproduire dans les étangs ouverts et fermés, mais la croissance serait plus rapide dans les étangs ouverts comparativement aux étangs fermés (Skelly et al. 1999, 2002, Werner et Glennemeier 1999, Halverson et al. 2003). Bien que des masses d'œufs étaient présentes dans les 30 étangs suivis, la densité de masses d'œufs était supérieure pour les étangs de bord de route. Comme les amphibiens sont reconnus pour être sélectifs dans leur choix de site de ponte (Hopey et Petranka 1994, Petranka et al. 1994b), un plus grand nombre d'individus pourraient avoir pondu dans les étangs de bord de route puisque la croissance et le développement y seraient très rapides dus à l'absence de la canopée arborescente.

P. crucifer semble aussi démontrer une préférence pour la reproduction dans les étangs situés sur le bord des routes forestières. La reproduction de cette espèce dépend d'étangs dont la luminosité est importante (e.g., étangs récemment perturbés) puisqu'elle semble incapable de croître, de se développer et de survivre dans les environnements

complètement fermés (Skelly et al. 2002, Halverson et al. 2003). Skelly et Golon (2003) ont démontré expérimentalement que le taux de croissance de *P. crucifer* était plus rapide en présence de ressources alimentaires provenant d'étangs ouverts, alors que *R. sylvatica* pouvait croître aussi vite ou plus vite en présence de ressources alimentaires provenant d'étangs fermés. Comme le stade larvaire de *P. crucifer* est plus long que celui de *R. sylvatica*, un ralentissement de la croissance larvaire peut empêcher *P. crucifer* de compléter sa métamorphose avant que les étangs temporaires s'assèchent (Skelly et al. 2002) ou encore avant la venue de l'hiver dans les régions plus nordique comme celle du Québec.

A. laterale et *A. maculatum* seraient deux espèces pouvant se reproduire dans les étangs fermés et ouverts (Skelly et al. 1999). Dans notre étude, *A. maculatum* a pondu des œufs en densité plus élevée dans les étangs situés sur le bord des routes forestières, contrairement à *A. laterale* qui a pondu des œufs en densité plus élevée dans les étangs de forêt résiduelle, tel qu'observé par Yurewicz (2004). De plus, alors qu'*A. maculatum* s'est reproduite dans presque tous les étangs suivis (i.e., 29/30), *A. laterale* s'est reproduite dans moins de 35 % des étangs ouverts comparativement à 100 % des étangs fermés. Selon Yurewicz (2004), cette différence serait attribuable à la plus forte pression de prédation des invertébrés aquatiques dans les étangs ouverts. Des larves peu actives comme celle d'*A. maculatum* ont un taux de survie supérieur dans les étangs ouverts à forte pression de prédation comparativement à des larves plus actives comme celle d'*A. laterale* (Yurewicz 2004). De plus, comme les larves d'*A. laterale* sont des prédateurs potentiels des larves d'*A. maculatum* et de *R. sylvatica*, ils seraient bénéfiques pour ces

deux espèces de se reproduire en plus grand nombre dans les étangs ouverts où *A. laterale* est partiellement éliminé par la prédation des insectes aquatiques (Yurewicz 2004).

B. americanus est une espèce associée aux étangs de reproduction ouverts (Skelly et al. 1999, Werner et Glennemeier 1999). Malgré leur disponibilité sur le site d'étude, cette espèce a été recensée en de rares occasions (i.e., 2 étangs) comme ce fut le cas par Trottier (2006) qui a réalisé une étude en milieu terrestre en 2002 et 2003 sur le même territoire. La rareté de *B. americanus* sur la réserve Duchénier pourrait s'expliquer par l'abondance de *R. sylvatica* dont les têtards mangent les œufs et les larves de crapauds. *B. americanus* éviterait ainsi de se reproduire dans les étangs où les têtards de *R. sylvatica* sont présents (Petranka et al. 1994b, Petranka et Kennedy 1999). En 2004, *R. sylvatica* s'est reproduit dans 100 % des étangs semi-permanents suivis, alors que des masses d'œufs de *B. americanus* ont été trouvés dans un seul étang. Aucune larve de crapaud ne fut capturée dans cet étang alors que celles de *R. sylvatica* abondaient.

Globalement, la densité totale d'anoures adultes des six espèces capturés lors des inventaires diurnes était supérieure pour les étangs situés sur le bord des routes forestières. Ainsi, malgré leur petite taille, les étangs de bord de route semblent être importants pour l'estivation des adultes des différentes espèces. Les amphibiens doivent se réhydrater fréquemment dans les milieux humides dû à la perméabilité de leur peau et à l'inefficacité de leur rein à produire une urine concentrée, ce qui occasionne des pertes en eau importantes (Carey et al. 2001).

À l'opposé de la densité totale d'anoues adultes, le nombre moyen d'espèces par étang était supérieur dans les étangs forestiers. La plus grande superficie de ce type d'étang ne serait pas le facteur explicatif, puisque plusieurs études ont démontré l'absence de relation entre la taille d'un étang et la richesse en espèce (Richter et Azous 1995, Hecnar et M'Closkey 1996a, 1997b, Knutson et al. 1999, Lehtinen et al. 1999, Snodgrass et al. 2000, Lehtinen et Galatowitsch 2001). Le plus grand nombre d'espèces dans les étangs forestiers pourrait s'expliquer par le fait que six des neuf espèces répertoriées requièrent un habitat terrestre à fort couvert arborescent (i.e., milieux forestiers peu perturbés) durant le reste de leur cycle vital, d'où l'importance de considérer aussi le contexte spatial pour expliquer la distribution des amphibiens.

Contexte spatial entourant l'étang

Pour compléter leur cycle vital, plusieurs espèces d'amphibiens utilisent le milieu terrestre pour s'alimenter, hiberner et se déplacer (Hecnar et M'Closkey 1997b, Semlitsch 1998, 2000, 2002, Semlitsch et Bodie 1998, Gibbons 2003, Porej et al. 2004), passant ainsi plus de temps dans ce type d'habitat qu'en milieu aquatique (Semplitsch 1998, Faccio 2003). Pour les espèces forestières (i.e., *A. laterale*, *A. maculatum*, *N. viridescens*, *R. sylvatica*, et *P. crucifer*), la présence d'une canopée arborescente fermée en milieu terrestre est importante pour assurer une température et un degré d'humidité adéquats de la litière. De plus, la présence d'un sol non compacté, de nombreux débris ligneux et d'une litière épaisse composée de feuilles mortes sont essentiels pour assurer la survie des amphibiens (Petranka et al. 1994a, deMaynadier et Hunter 1995, 1998, 1999, Waldick et al. 1999, Semlitsch 2002, Faccio 2003).

Certaines formes d'exploitation forestière altèrent directement ces caractéristiques rendant ainsi l'habitat terrestre peu propice aux différentes populations d'amphibiens (Petranka et al. 1993, 1994a, deMaynadier et Hunter 1995, 1999, Waldick et al. 1999, Faccio 2003). Les amphibiens peuvent difficilement survivre ou se déplacer dans les coupes forestières au microclimat sec et très chaud (deMaynadier et Hunter 1999). Les amphibiens disposent de peu de protection contre la déshydratation et ils contrôlent mal leur température corporelle (Sinsch 1990, Duellman et Trueb 1994). Plusieurs études ont démontré une diminution de l'abondance des amphibiens dans les milieux terrestres récemment perturbés par l'exploitation forestière comparativement aux forêts matures (Petranka et al. 1993, 1994a, deMaynadier et Hunter 1995, 1999, Waldick et al. 1999).

Dans cette étude, la densité totale d'œufs pondus par étang était inférieure dans les étangs situés à l'intérieur des coupes forestières, malgré les conditions biotiques et abiotiques de ce type d'étangs ouverts qui étaient favorables pour la croissance et le développement des larves d'amphibiens. La présence d'une coupe forestière autour de ces étangs pourrait expliquer cette faible densité de masse d'œufs dans ce type d'étang. Selon Lehtinen et Galatowitsch (2001), l'absence d'habitat terrestre de qualité (i.e., présence d'un couvert arborescent développé) à proximité des étangs peut limiter l'utilisation de ceux-ci par plusieurs espèces d'amphibiens et ce, principalement pour des espèces qui se déplacent sur une courte distance comme les ambystomatidae (Guerry et Hunter 2002). La présence d'une coupe forestière autour de l'étang occasionne des pertes nettes d'habitats pour les adultes qui établissent leur domaine vital estival à proximité des étangs de reproduction,

soit à moins de 200 m pour *A. maculatum* (Kleeberger et Werner 1983, Madison 1997) et à moins de 1200 m pour *R. sylvatica* (Berven et Grudzien 1990).

Les coupes forestières fragmentent l'habitat, nuisant ainsi aux déplacements entre les étangs de reproduction et les habitats terrestres. Cette fragmentation du paysage combinée à l'altération et à la destruction d'étangs de reproduction entravent le maintien des processus migratoires entre les différentes populations d'étangs de reproduction, ce qui affecte directement la survie des populations et de la métapopulation (Laan et Verboom 1990, Sjögren 1991, Gibbs 1993, Blaustein et al. 1994, Semlitsch et Bodie 1998, Semlitsch 2000, 2002, Rothermel et Semlitsch 2002). De plus, la construction de routes forestières modifie l'habitat à long terme et affecte aussi les déplacements des amphibiens entre les différents types d'habitats (Gibbs 1998a, deMaynadier et Hunter 2000).

L'impact de l'exploitation forestière est encore plus important pour les juvéniles qui sont très vulnérables à la déshydratation à cause de leur rapport surface/volume très élevé comparativement aux adultes (Stebbins et Cohen 1995). De plus, la métamorphose survient habituellement dans la période la plus sèche et la plus chaude de l'année, augmentant ainsi les risques de déshydratation (deMaynadier et Hunter 1999). Dans les coupes forestières ou les jeunes plantations, la distance à parcourir par les juvéniles pour atteindre la forêt mature est souvent trop élevée (Waldick et al. 1999). Une migration ou un déplacement de plus de 50 m en milieu ouvert, tel une coupe forestière, serait fatale pour la plupart des individus nouvellement métamorphosés de *A. maculatum* et *B.*

americanus (Rothermel 2004). Dans la présente étude, 30 % des étangs situés à l'intérieur des coupes forestières étaient situés à plus de 50 m d'une forêt, alors que 100 % des étangs de route forestière étaient à moins de 50 m d'une forêt. Ainsi, même si certaines espèces d'amphibiens préfèrent les étangs ouverts pour se reproduire, la présence d'une forêt mature à proximité est essentielle pour assurer la survie des juvéniles.

Dans cet étude, les étangs suivis étaient tous semi-permanents. Par contre, la plupart des étangs ouverts créés lors de la construction des routes forestières ou lors du passage de la machinerie dans les coupes ont une hydropériode temporaire qui ne permet pas aux larves de se développer jusqu'à la métamorphose (Waldick et al. 1999, DiMauro et Hunter 2002). Ces étangs agissent donc comme une trappe écologique en éloignant les adultes des étangs naturels où l'hydropériode est plus favorable (DiMauro et Hunter 2002). À l'été 2003, parmi la centaine d'étendues d'eau anthropiques cartographiées, environ 50 % se sont asséchées avant la métamorphose des larves d'Ambystomatidae, de *R. sylvatica* et de *P. crucifera* (J. Beauchamp, données non publiées).

Malgré tout, la présence d'étangs anthropiques créés lors de travaux sylvicoles peut s'avérer positive pour la reproduction des amphibiens en autant que l'hydropériode et la présence de forêt mature ne soient pas limitant pour la survie des larves et des juvéniles. Les étangs anthropiques sont utilisés par plusieurs espèces (Semlitsch 1987, Adam et Lacki 1993, DiMauro et Hunter 2002), tels *A. maculatum*, *P. crucifer* et *R. sylvatica* dans notre étude. La densité d'étangs anthropiques étant habituellement supérieure à la densité d'étangs naturels (Waldick et al. 1999), leur présence sera bénéfique pour les populations

d'amphibiens lorsque les ressources disponibles dans les étangs naturels limitent le développement des larves d'amphibiens (DiMauro et Hunter 2002).

Concilier la survie des amphibiens et l'exploitation forestière

Certains traitements forestiers affecte l'intégrité écologique des étangs et des habitats terrestres utilisés par les amphibiens (Faccio 2003). Comme la plupart des espèces se reproduisent dans les étangs tout en utilisant le milieu terrestre environnant, une protection adéquate des deux milieux est essentielle (Dodd et Cade 1998, Semlitsch 1998, 2000, Marsh et Trenham 2001, Skelly 2001, Faccio 2003, Gibbons 2003, Porej et al. 2004, Herrmann et al. 2005). De plus, il est très important de tenir compte des besoins spécifiques des espèces les plus sensibles à la perturbation et à la fragmentation de leur habitat (Waldick 1997, deMaynadier et Hunter 1998). Dans notre étude, *A. laterale* s'est reproduit principalement dans les étangs de forêt résiduelle, contrairement aux autres espèces qui semblent sélectionner les étangs semi-permanents de bord de route pour se reproduire. Pour assurer la viabilité des populations d'*A. laterale*, il est donc nécessaire de protéger certains étangs en milieux non-perturbés.

Afin d'assurer un habitat terrestre de qualité pour les amphibiens, il est recommandé de protéger une zone tampon d'habitats terrestres non perturbés et continue aux étangs d'environ 200 m (e.g., 164 m Semlitsch 1998, 175 m Faccio 2003). Cette zone tampon doit être combinée à des corridors de végétation naturelle pour permettre la migration entre les habitats terrestres et aquatiques afin d'assurer la survie des métapopulations (Semlitsch 1998, Faccio 2003, Gibbons 2003).

Dans le contexte actuel de rentabilité forestière, il peut paraître irréaliste de laisser en protection intégrale une zone tampon de 200 m autour des étangs. L'utilisation de mesures de mitigation qui minimisent le contraste des microhabitats entre les zones exploitées et les forêts matures pourraient être un compromis intéressant (e.g., coupe sélective d'une certaine proportion des tiges matures). D'autant plus que les populations d'amphibiens semblent réagir favorablement à l'adoption de mesures tels : (1) limiter le passage de la machinerie sur le parterre de coupe afin d'éviter la compaction de la litière (Petranka et al. 1994a, deMaynadier et Hunter 1995) ; (2) allonger les périodes de rotation des coupes forestières pour favoriser la formation de débris ligneux (Petranka et al. 1994a, deMaynadier et Hunter 1995) ; (3) laisser des arbres vivants et des zones non perturbées à l'intérieur du parterre de coupe qui serviront de réservoir pour la recolonisation (Petranka et al. 1994a, Waldick 1997) ; et (4) favoriser la dispersion des juvéniles en diminuant la superficie des zones exploitées (Waldick 1997).

Au Québec, le règlement sur les normes d'interventions dans les forêts du domaine de l'état stipule qu'une bande riveraine de 20 m doit être laissée en bordure des étangs. Cette petite zone tampon pourrait être insuffisante pour assurer la survie des populations d'amphibiens. Il serait donc nécessaire d'utiliser une stratégie qui combine la protection de zone tampon de 20 m à des secteurs où des mesures de mitigation favorables aux amphibiens seront appliquées.

De plus, seul les étangs d'une superficie approximative de plus d'un ha sont pourvus d'une bande riveraine protégée, et ce, malgré l'importance des étangs de plus petites

tailles pour les populations d'amphibiens (Gibbs 1993, 2000, Richter et Azous 1995, Brooks et al. 1998, Semlitsch et Bodie 1999, Russel et al. 2002a). Les étangs de petites tailles temporaires ou semi-permanents sont souvent utilisés par un plus grand nombre d'espèces pour la reproduction et produisent plus de métamorphes que les étangs permanents qui contiennent des populations de poissons prédateurs (Pechmann et al. 1989, Snodgrass et al. 2000). Puisque les étangs de petites tailles sont les plus nombreux dans plusieurs écosystèmes, leur perte réduit le nombre et la densité des sites de reproduction, ce qui diminue le recrutement de juvéniles et affecte le maintien de la métapopulation (Gibbs 1993, Semlitsch et Bodie 1998). Certaines études récentes réalisées aux États-Unis recommandent la protection des étangs aussi petits que 0,05 ha (Egan et Paton 2004), 0,2 ha (Semlitsch et Bodie 1998) et 0,4 ha (Gibbs 2000). Il serait donc important d'adapter la réglementation au Québec afin de doter d'une bande riveraine de 20 m, toutes les étendues d'eau utilisées ou potentiellement utilisables par les amphibiens.

En ce qui concerne les étangs anthropiques créés dans les coupes forestières et sur le bord des routes forestières, ces étangs devraient être localisés à moins de 50 m d'une forêt et aménagés pour développer une hydropériode qui permet aux larves de se métamorphoser avant l'assèchement de l'étang. Dimauro et Hunter (2002) recommandent une superficie supérieure à 100 m² et une profondeur de plus de 35 cm, alors que Brooks et Havashi (2002) ont observé que les étangs ayant une profondeur de plus de 50 cm et une superficie supérieure à 1000 m² contenaient de l'eau à plus de 80 % lors de leurs visites échelonnées de mars à août. Dans cette étude, des étangs de superficie aussi petits que 28

m² (combinée à une profondeur de 104 cm) ou aussi peu profonds que 41 cm (combinée à une superficie de 145 m²) ont conservé leur eau tout l'été. Pour assurer une hydropériode de type semi-permanente aux étangs du Bas-Saint-Laurent, il serait préférable d'aménager les étangs anthropiques afin d'obtenir une profondeur supérieure à 50 cm et une superficie de plus de 100 m² soit 0,01 ha. La richesse en espèces étant habituellement maximale dans les étangs semi-permanents puisque les risque d'assèchement (i.e., étangs temporaires) et de prédation (i.e., étangs permanents) sont plus faibles (Kolozsvary et Swihart 1999, Babbitt et al. 2003).

CONCLUSION

En somme, nos résultats suggèrent qu'il serait bénéfique pour certaines espèces (i.e., *A. maculatum*, *R. sylvatica* et *P. crucifer*) de se reproduire dans les étangs de bord de route, étant donné que la croissance et le développement larvaire y sont très rapides. L'absence de canopée arborescente permet un dégel hâtif de l'étang et une température de l'eau plus élevée ce qui favorise une croissance et un développement rapide. Une métamorphose hâtive est importante dans les régions nordiques comme le Québec puisqu'elle permet aux larves de quitter les étangs avant la venue de l'hiver et d'atteindre une taille suffisamment élevée pour survivre à l'hiver.

Les étangs situés à l'intérieur des coupes forestières, même s'ils sont ouverts, sont peu utilisés par les amphibiens pour la reproduction à cause de l'absence d'habitat terrestre de qualité à proximité de ces étangs. En ce qui concerne les étangs de forêt résiduelle, la présence de la canopée arborescente ne permettant pas une croissance et un développement des larves aussi rapides que dans les étangs ouverts. Seule *A. laterale* sélectionne les étangs de forêt résiduelle pour la reproduction, possiblement à cause d'une pression de prédation par les invertébrés aquatiques plus faible dans ces étangs comparativement aux étangs ouverts.

Afin de tenir compte des populations d'amphibiens lors d'aménagements écosystémiques il est recommandé : (1) de maintenir une zone tampon d'habitat terrestre de qualité (i.e., une bande riveraine de 20 m combinée à des secteurs où des mesures de mitigation seront appliquées) autour de toutes les étendues d'eau utilisées ou potentiellement utilisables par

les amphibiens ; (2) d'aménager les étangs anthropiques pour maintenir une hydropériode de type semi-permanente.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier Simon Côté, Geneviève Breton Marceau et Jonathan Dupont pour leur aide précieuse lors de la récolte des données. Merci aussi au Conseil de Recherche en Science Naturelle et en Génie pour leur appui financier via les bourses de recherche du premier cycle et du deuxième cycle ainsi que par le Fond Découverte. De plus, pour le prêt des ortho-photos et des photos aériennes, merci au Conseil de bassin de la rivière Rimouski ainsi qu'au Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune.

Tableau 1. Moyenne (erreur type) des différents paramètres de l'habitat étudiés pour les trois catégories d'étangs pour les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.

Paramètres	Catégories d'habitat		
	Coupe	Forêt	Route
Couvert			
Arbustif (%)	12,17 (2,57)	14,50 (1,38)	7,00 (2,65)
Arborescent (%)	3,00 (1,11)	14,50 (1,03)	0,00 (0,00)
Herbacé (%)	14,17 (4,26)	4,00 (3,65)	21,33 (6,64)
Environnement			
Nombre étangs environnants	3,00 (0,47)	2,00 (0,54)	4,10 (0,64)
Morphométrique			
Superficie (m ²)	359,68 (107,43)	796,89 (89,33)	149,65 (37,11)
Largeur (m)	13,56 (2,32)	21,48 (1,87)	7,53 (0,76)
Longueur (m)	41,02 (10,08)	59,55 (4,68)	29,48 (6,26)
Profondeur (cm)	65,70 (6,14)	103,38 (6,64)	72,05 (7,42)
Physico-chimie			
Transparence*	1,59 (0,23)	1,17 (0,09)	1,98 (0,19)
Conductivité (ms/cm)	84,32 (13,55)	147,62 (0,09)	99,92 (22,12)
Oxygène dissous (%)	59,14 (5,36)	56,12 (3,67)	61,02 (5,83)
pH	6,20 (5,36)	6,70 (0,09)	6,45 (0,10)
Température (°C)	16,57 (0,64)	14,64 (0,37)	17,53 (0,62)
Recouvrement de l'eau			
Arbustes (%)	3,67 (2,09)	5,67 (1,94)	0,00 (0,00)
Eau libre (%)	53,17 (6,20)	65,50 (5,66)	68,50 (6,09)
Débris ligneux (%)	7,00 (1,70)	12,00 (1,86)	5,33 (2,53)
Plantes émergentes (%)	18,67 (5,38)	9,50 (6,31)	25,67 (6,45)
Plantes flottantes (%)	1,00 (0,57)	2,33 (1,25)	0,50 (0,36)
Plantes immergées et algues(%)	0,17 (0,17)	1,00 (1,00)	0,00 (0,00)
Mousse (%)	16,33 (5,66)	4,00 (1,63)	0,00 (0,00)
Substrat			
Débris ligneux (%)	6,83 (1,73)	10,00 (1,29)	5,00 (2,36)
Débris végétaux (%)	4,17 (1,96)	5,50 (4,97)	16,67 (6,03)
Feuilles mortes (%)	3,33 (1,05)	16,00 (3,56)	1,33 (0,69)
Humus (%)	49,33 (10,10)	56,83 (5,45)	13,00 (7,31)
Sédiments fins (%)	10,67 (7,81)	0,00 (0,00)	52,00 (9,67)
Mousse (%)	25,50 (9,23)	11,67 (4,47)	0,00 (0,00)
Rocheux (%)	1,17 (0,66)	0,00 (0,00)	12,00 (5,07)

*Clair 1, intermédiaire 2, opaque 3.

Tableau 2. Pourcentage d'étangs situés à moins de 50 m d'une coupe forestière, d'une route forestière et d'une forêt résiduelle en fonction des trois catégories d'habitat pour les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.

Distance de moins de 50 m	Catégories d'habitat		
	Coupe (%)	Forêt (%)	Route (%)
Coupe Forestière	100	60	70
Route forestière	80	40	100
Forêt Résiduelle	70	100	100

Tableau 3. Nombre d'étangs par catégorie d'habitats où chacune des espèces a été recensée en fonction de la technique d'inventaire utilisée pour les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004. Nombre total d'étangs (nombre d'étangs de coupe, de forêt, de route).

Espèces	Stations d'écoute	Décompte de masses d'œufs	Capture de larves (nasses)	Capture d'adultes (épuisettes ou nasses)*
Anoures				
<i>Bufo americanus</i>	1 (1, 0, 0)	1 (1, 0, 0)	0 (0, 0, 0)	1 (0, 1, 0)
<i>Pseudacris crucifer</i>	29 (10, 9, 10)	**	18 (8, 4, 6)	2 (1, 0, 1)
<i>Rana catesbeiana</i>	3 (1, 0, 2)	0 (0, 0, 0)	0 (0, 0, 0)	22 (6, 8, 8)
<i>Rana clamitans</i>	3 (1, 0, 2)	0 (0, 0, 0)	1 (0, 0, 1)	11 (4, 4, 3)
<i>Rana septentrionalis</i>	0 (0, 0, 0)	0 (0, 0, 0)	0 (0, 0, 0)	19 (7, 8, 4)
<i>Rana sylvatica</i>	25 (8, 10, 7)	30 (10, 10, 10)	28 (10, 10, 8)	25 (8, 9, 8)
Urodèles				
<i>Ambystoma laterale</i>	**	17 (4, 10, 3)	19 (6, 8, 5)***	0 (0,0,0)
<i>Ambystoma maculatum</i>	**	29 (9, 10, 10)		0 (0,0,0)
<i>Notophthalmus viridescens</i>	**	**	0 (0, 0, 0)	7 (1, 4, 2)

* Capture des anoures à l'aide d'épuisettes et de *N. viridescens* à l'aide de nasses.

** Méthode d'inventaire qui ne s'applique pas à l'espèce.

*** Les larves d'Ambystomatidae n'ont pas été identifiées à l'espèce.

Tableau 4. Mesure d'abondance totale par espèce et catégorie d'étang en fonction de la technique d'inventaire utilisée pour les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004. Nombre total d'étangs (nombre d'étangs de coupe, de forêt, de route).

Espèces	Cote d'écoute maximale	Décompte de masses d'œufs	Capture de larves (nasses)	Capture d'adultes (épuisettes ou nasses)*
Anoures				
<i>Bufo americanus</i>	1 (1, 0, 0)	1 (1, 0, 0)	0 (0, 0, 0)	1 (0, 1, 0)
<i>Pseudacris crucifer</i>	3 (3, 3, 3)	**	146 (47, 6, 93)	2 (1, 0, 1)
<i>Rana catesbeiana</i>	1 (1, 0, 1)	(0, 0, 0)	0 (0, 0, 0)	226 (31, 96, 99)
<i>Rana clamitans</i>	1 (1, 0, 1)	(0, 0, 0)	16 (0, 0, 16)	53 (17, 17, 19)
<i>Rana septentrionalis</i>	0 (0, 0, 0)	(0, 0, 0)	0 (0, 0, 0)	285 (120, 95, 70)
<i>Rana sylvatica</i>	3 (3, 3, 2)	1270 (397, 620, 253)	3902 (1199, 1710, 993)	82 (15, 35, 32)
Urodèles				
<i>Ambystoma laterale</i>	**	1146 (154, 900, 92)	68 (19, 33, 16)***	0 (0,0,0)
<i>Ambystoma maculatum</i>	**	973 (176, 609, 188)		0 (0,0,0)
<i>Notophthalmus viridescens</i>	**	**		13 (6, 4, 3)
Total des espèces	3 (3, 3, 3)	3390 (728, 2129, 533)	4132 (1265, 1749, 1118)	649 (184, 244, 221)

* Capture des anoures à l'aide d'épuisettes et de *N. viridescens* à l'aide de nasses.

** Méthode d'inventaire qui ne s'applique pas à l'espèce.

*** Les larves d'Ambystomatidae n'ont pas été identifiées à l'espèce.

Tableau 5. Densité d'œuf moyenne (erreur type) et totale à l'hectare par espèce en fonction des catégories d'habitats pour les trois relevés effectués dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.

Espèce* / Relevé	Catégories d'habitat		
	Coupe	Forêt	Route
Densité d'œuf total**			
Relevé 1 : 11 au 17 mai	1307,07 (642,92)	1866,92 (862,28)	2937,93 (650,47)
Relevé 2 : 24 au 28 mai	1682,53 (390,18)	2574,72 (849,20)	3280,87 (1595,72)
Relevé 3 : 7 au 11 juin	1727,51 (390,45)	2640,49 (846,74)	3302,30 (1581,96)
<i>A. laterale</i>			
Relevé 1 : 11 au 17 mai	88,81 (59,67)	831,63 (663,14)	253,93 (153,59)
Relevé 2 : 24 au 28 mai	178,03 (114,96)	1119,76 (635,57)	370,52 (230,29)
Relevé 3 : 7 au 11 juin	183,06 (114,45)	1131,05 (634,05)	370,52 (230,29)
<i>A. maculatum</i>			
Relevé 1 : 11 au 17 mai	308,00 (88,71)	336,36 (143,48)	952,60 (232,78)
Relevé 2 : 24 au 28 mai	550,33 (208,28)	727,10 (209,79)	1139,07 (269,19)
Relevé 3 : 7 au 11 juin	590,28 (209,88)	781,58 (219,43)	1157,98 (276,94)
<i>R. sylvatica</i>			
Relevé 1 : 11 au 17 mai	910,26 (236,65)	698,93 (200,88)	1731,40 (405,24)
Relevé 2 : 24 au 28 mai	947,28 (250,20)	727,86 (221,47)	1771,28 (862,67)
Relevé 3 : 7 au 11 juin	947,28 (250,20)	727,86 (221,47)	1773,80 (401,71)

* *B. americanus* a pondé dans 1 seul étang, un étang de coupe forestière.

** Comprend le total des masses d'œufs d'*A. laterale*, *A. maculatum*, *R. sylvatica* et *B. americanus*.

Tableau 6. Pourcentage moyen (erreur type) d'œufs non-éclos par espèce en fonction des catégories d'habitats pour les trois relevés effectués dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.

Espèce / Relevé	Catégories d'habitat		
	Coupe (%)	Forêt (%)	Route (%)
<i>Ambystoma laterale</i>			
Relevé 1 : 11 au 17 mai	95,00 (5,00)	98,81 (1,88)	100,00 (0,00)
Relevé 2 : 24 au 28 mai	31,25 (18,75)	85,5 (6,34)	41,67 (22,05)
Relevé 3 : 7 au 11 juin	25,00 (25,00)	7,00 (3,89)	1,67 (1,67)
<i>Ambystoma maculatum</i>			
Relevé 1 : 11 au 17 mai	99,38 (0,63)	100,00 (0,00)	100,00 (0,00)
Relevé 2 : 24 au 28 mai	96,25 (3,10)	100,00 (0,00)	97,50 (2,50)
Relevé 3 : 7 au 11 juin	58,89 (14,48)	99,00 (0,67)	51,00 (15,81)
<i>Rana sylvatica</i>			
Relevé 1 : 11 au 17 mai	100,00 (0,00)	100,00 (0,00)	85,90 (7,61)
Relevé 2 : 24 au 28 mai	15,00 (10,67)	33,00 (14,91)	1,00 (1,00)
Relevé 3 : 7 au 11 juin	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)	0,00 (0,00)

Tableau 7. Médiane (erreur type) du stade de développement de Gosner et moyenne (erreur type) de la longueur museau-cloaque et de la longueur totale des larves de *R. sylvatica* en fonction des trois catégories d'habitats pour les trois relevés effectués, dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.

Mesures/ Relevés	Catégories d'habitat		
	Coupe	Forêt	Route
Relevé 1 : 20 au 25 juin			
Stade de Gosner	32,00 (0,95)	28,70 (0,57)	32,05 (0,60)
Longueur museau-cloaque	13,50 (0,70)	11,39 (0,86)	13,58 (0,24)
Longueur totale	35,50 (2,04)	28,07 (2,20)	36,51 (0,66)
Relevé 2 : 4 au 8 juillet			
Stade de Gosner	36,35 (0,68)	32,91 (0,71)	37,23 (0,50)
Longueur museau-cloaque	16,23 (0,44)	14,09 (0,80)	16,20 (0,78)
Longueur totale	44,53 (1,91)	36,81 (2,50)	44,67 (2,34)
Relevé 3 : 19 au 22 juillet			
Stade de Gosner	39,95 (0,67)	38,64 (0,80)	40,12 (0,76)
Longueur museau-cloaque	16,98 (0,57)	16,47 (0,51)	16,51 (0,59)
Longueur totale	48,24 (2,47)	44,72 (2,36)	44,78 (2,91)

Tableau 8. Nombre moyen d'espèces (erreur type) et densité moyenne (erreur type) d'anoues adultes en fonction des trois catégories d'habitats dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004.

Paramètres	Catégories d'habitat		
	Coupe	Forêt	Route
Nombre moyen d'espèces	5,6 (0,37)	6,5 (0,40)	5,5 (0,22)
Densité moyenne d'anoues adultes\ha	311,39 (100,99)	104,58 (13,54)	570,06 (113,68)

Tableau 9. Coefficients de corrélation de Spearman ($r_{s(29)}$) entre les paramètres de l'habitat et *Rana sylvatica* en fonction des techniques d'inventaire utilisées dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004. *p < 0,05 ; ** p < 0,01 ; *** p < 0,001.

Catégorie des variables	Variables	Techniques d'inventaire			
		Écoute	Oeufs	Larves	Adultes
Environnement	Nombre d'étangs	-0,118	0,370*	0,297	0,199
Morphométrie	Superficie (m ²)	0,506**	-0,28	0,031	-0,465**
	Profondeur (m)	0,393*	-0,058	0,166	-0,229
Couvert	Arborecent (%)	0,419*	-0,402*	-0,048	-0,27
	Herbacé (%)	-0,307*	0,369*	0,109	0,345*
Recouvrement de l'eau	Plantes émergentes (%)	-0,189	0,349*	0,177	0,367*
	Arbustes (%)	0,343*	-0,085	0,098	-0,304
Substrat	Humus (%)	0,305	0,047	0,381*	-0,149
	Débris ligneux (%)	0,122	-0,335*	0,051	-0,311*
	Feuilles mortes (%)	0,352*	-0,308*	-0,025	-0,428**
	Débris végétales (%)	-0,448**	0,262	-0,09	0,228
	Mousse (%)	-0,034	-0,332*	-0,134	-0,181
	Température de l'eau (°C)	0,011	0,501**	0,029	-0,15
Physico-chimie	Oxygène dissous (%)	0,083	-0,065	-0,432**	-0,007
	pH	0,182	-0,469**	-0,306*	-0,076
	Conductivité (ms/cm)	0,321*	-0,293	0,056	-0,064
	Transparence	-0,055	0,466**	0,073	-0,035

Tableau 10. Coefficients de corrélation de Spearman ($r_{s(29)}$) entre les paramètres de l'habitat et les différentes espèces inventoriées en fonction des techniques d'inventaire utilisées dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Catégorie des variables	Variables	Techniques d'inventaire par espèce						
		<i>A. maculatum</i>	<i>A. laterale</i>	<i>P. crucifer</i>		<i>R. catesbeiana</i>	<i>R. clamitans</i>	<i>R. septentrionalis</i>
		Oeufs	Oeufs	Écoute	Larves	Adultes	Adultes	Adultes
Environnement	Nombre d'étangs	0,165	0,055	-0,14	0,326*	0,142	0,428**	-0,066
Morphométrie	Superficie (m ²)	-0,067	0,600***	0,023	-0,488**	-0,111	-0,344*	0,002
	Profondeur (m)	0,076	0,584***	-0,112	-0,308*	0,072	-0,013	-0,321*
Couvert	Arborecent (%)	-0,005	0,561***	-0,157	-0,478**	-0,203	-0,23	-0,069
	Herbacé (%)	0,02	-0,419*	0,307*	0,204	-0,003	0,167	0,249
Recouvrement de l'eau	Eau libre (%)	0,238	0,035	-0,253	-0,146	0,075	0,281	-0,570***
	Plantes émergentes (%)	0,096	-0,324*	0,435**	0,273	-0,013	0,174	0,195
	Arbustes (%)	-0,101	0,341*	-0,328*	-0,354*	-0,192	-0,334*	-0,053
Substrat	Sédiments fins (%)	0,194	-0,356*	0,114	0,233	0,303	0,259	-0,390*
	Humus (%)	0,114	0,339*	-0,111	-0,118	-0,306*	0,082	0,354*
	Débris ligneux (%)	0,153	0,475**	-0,317*	-0,431**	0,047	-0,318*	0,046
	Feuilles mortes (%)	-0,009	0,481**	-0,183	-0,353*	-0,17	-0,438**	-0,037
	Débris végétales (%)	0,057	-0,216	0,486**	0,243	0,171	0,281	-0,092
	Mousse (%)	-0,386*	0,071	-0,087	-0,054	-0,072	-0,422*	0,189
Physico-chimie	Température de l'eau (°C)	0,212	-0,338*	0,033	0,082	0,233	0,242	-0,192
	pH	-0,055	0,378*	-0,014	-0,164	-0,014	-0,302	-0,279
	Conductivité (ms/cm)	-0,077	0,440**	0,105	-0,137	0,051	-0,355*	0,025
	Transparence	0,216	-0,400*	-0,08	0,055	0,23	0,377*	0,002

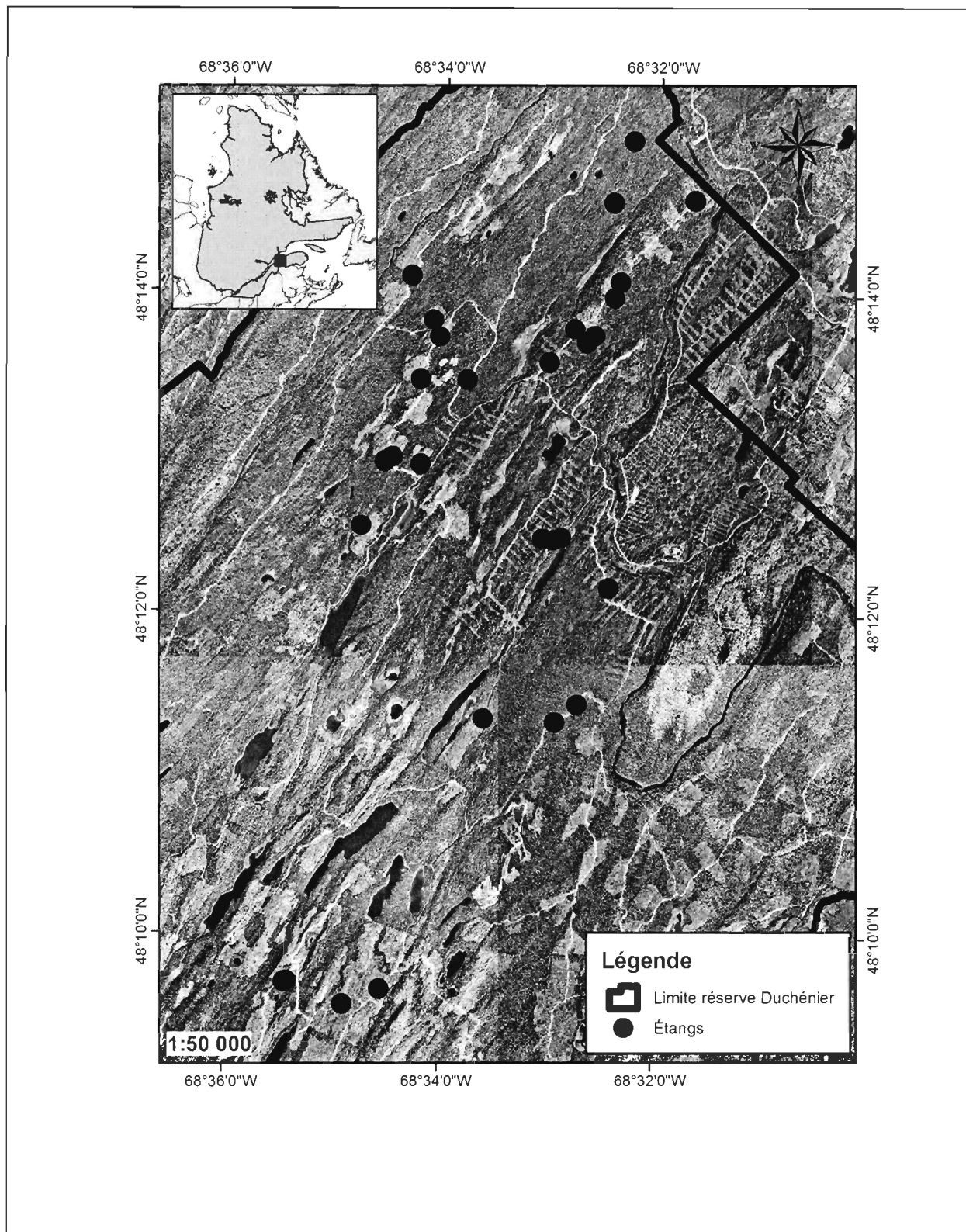


Figure 1. Localisation des 30 étangs suivis sur le territoire de la réserve Duchénier. Ortho-photos noir et blanc 01219054F06-56F06-58F06-64F06-66F06-68F06.

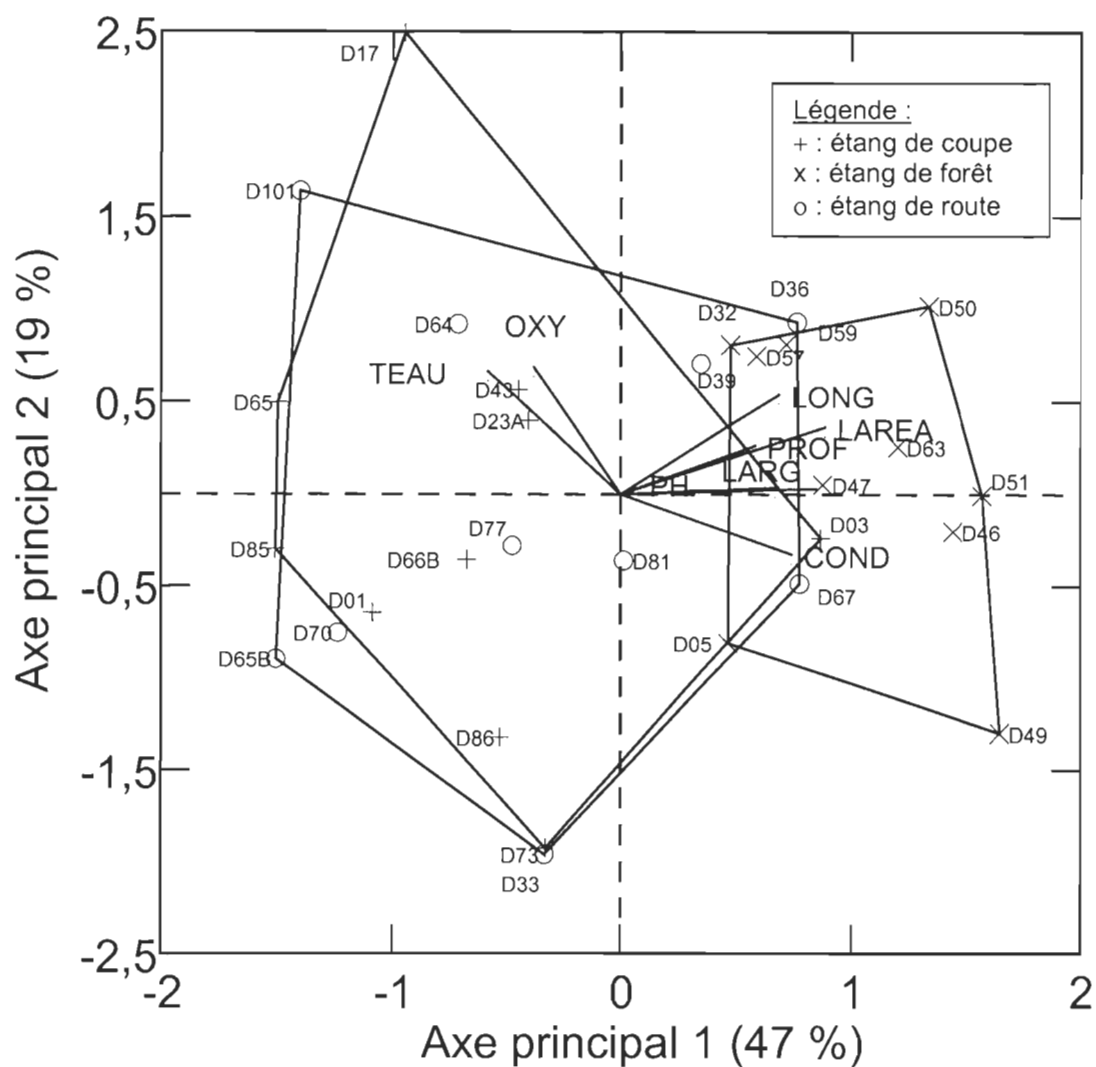


Figure 2. Représentation des deux premiers axes de l'analyse en composante principale pour la distribution des 30 étangs en fonction des paramètres morphométriques et physico-chimiques, réserve Duchénier, été 2004. TEAU = température de l'eau °C ; OXY = oxygène dissous ; LONG = longueur de l'étang ; LARG = largeur de l'étang ; LAREA = log de la superficie de l'étang ; PROF = profondeur ; PH = pH ; COND = conductivité.

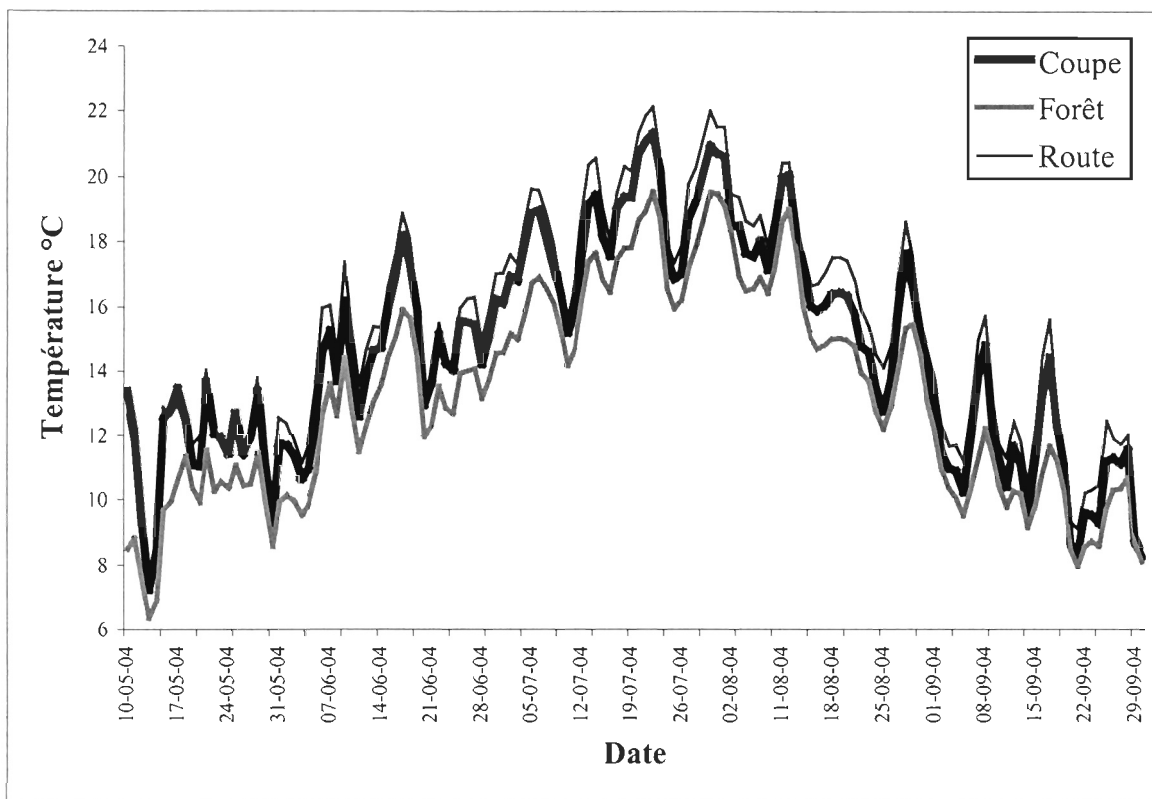


Figure 3. Température moyenne journalière de l'eau enregistrée de façon continue en fonction des trois catégories d'habitat pour les 12 étangs semi-permanents munis de sonde thermique sur le territoire de la réserve Duchénier, été 2004.

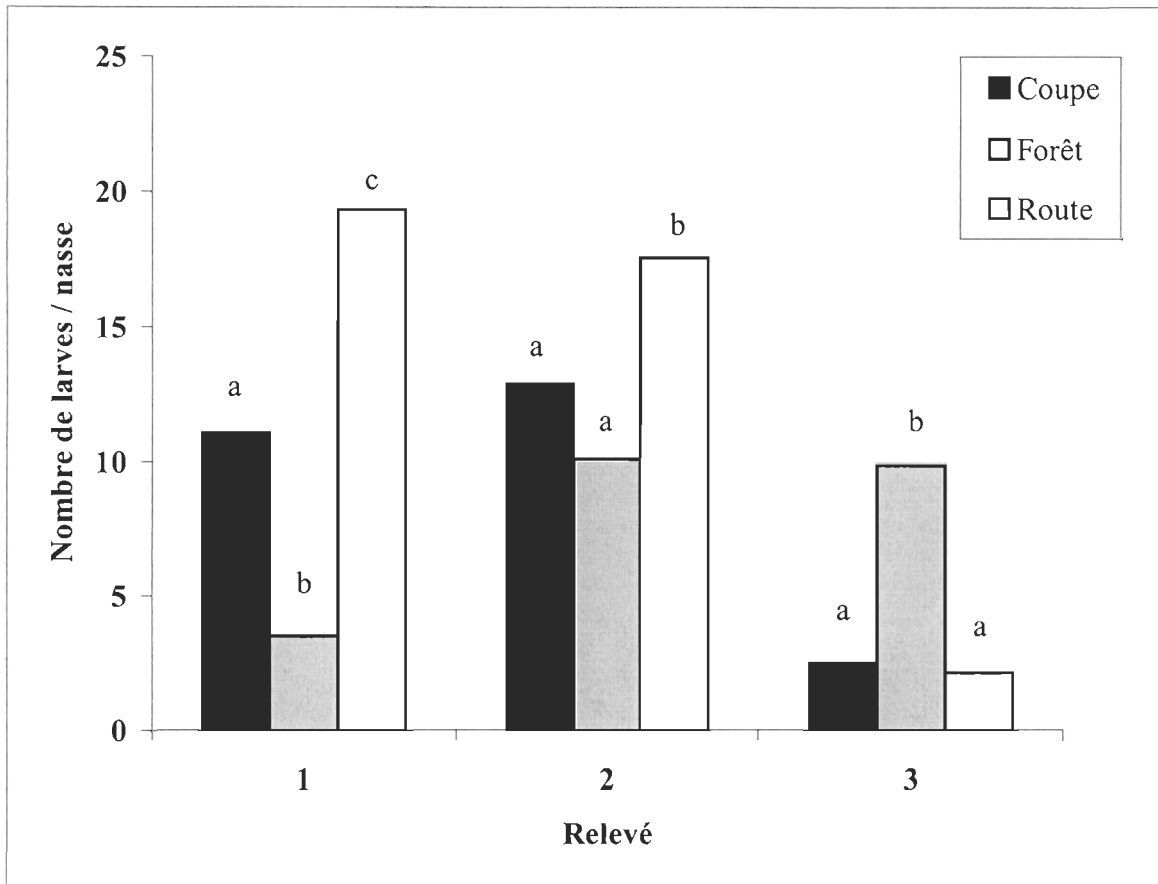


Figure 4. Nombre moyen de larves de *Rana sylvatica* capturées par relevé en fonction des catégories d'habitat dans les 30 étangs semi-permanents de la réserve Duchénier, été 2004. Les différentes lettres associées aux colonnes représentent les différences significatives du test de comparaison multiple LSMEANS.

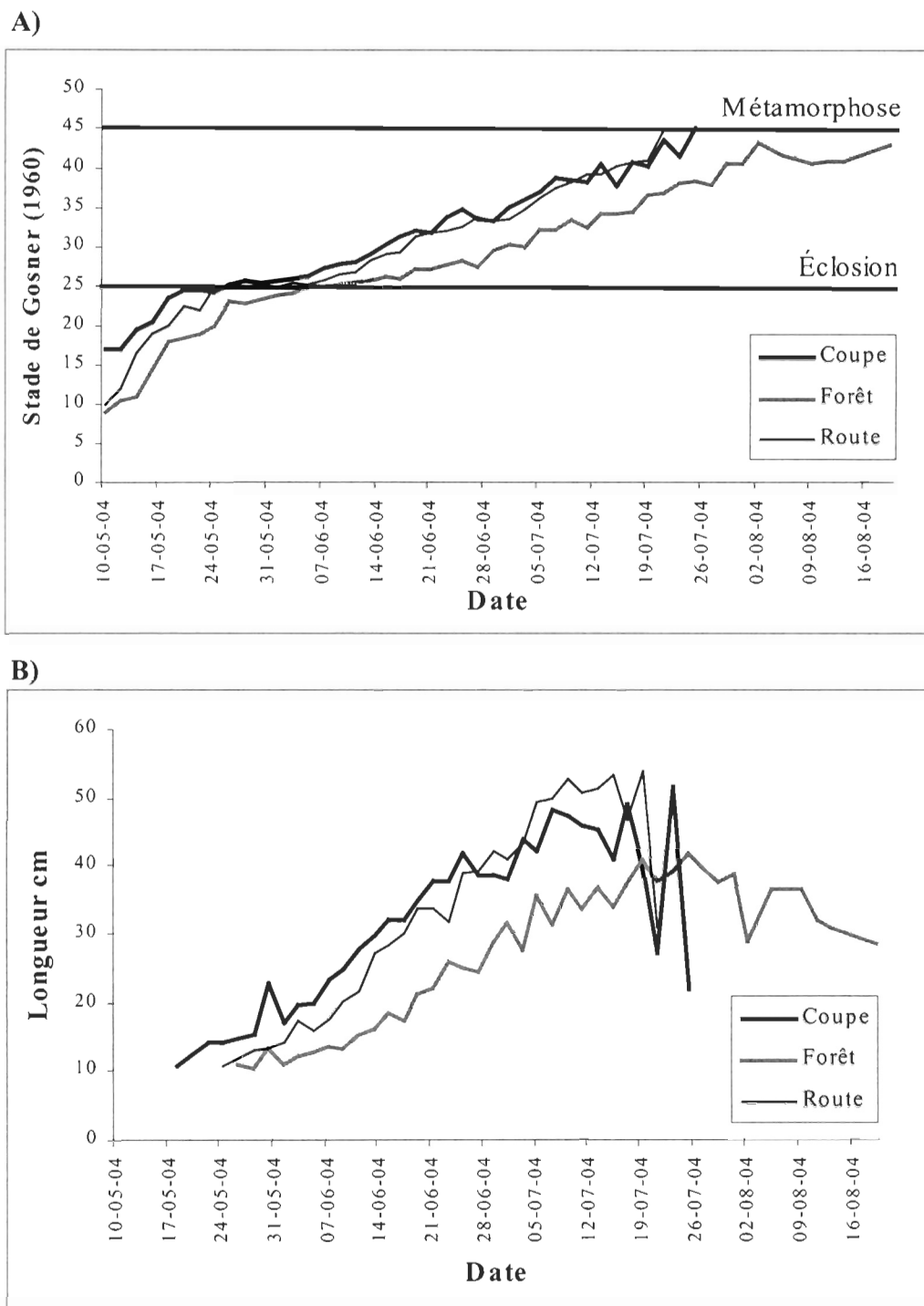


Figure 5. Développement moyen (A) et longueur totale (B) des larves de *Rana sylvatica* en fonction des catégories d'habitat dans les six étangs semi-permanents suivis aux deux jours sur le territoire de la réserve Duchénier, été 2004.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre étude a permis d'apporter des réponses à l'utilisation par les amphibiens des étangs semi-permanents créés sur le bord des routes forestières et dans les coupes forestières. Les amphibiens utilisent ces étangs anthropiques pour la reproduction (*A. laterale*, *A. maculatum*, *B. americanus*, *P. crucifer* et *R. sylvatica*) ou pour estiver (*N. viridescens*, *R. catesbeiana*, *R. clamitans*, et *R. septentrionalis*). L'absence de canopée arborescente permet un dégel hâtif de ces étangs et une température de l'eau supérieure comparativement aux étangs en milieux forestiers non perturbés (i.e., conditions environnementales de l'étang). Ainsi, dans les étangs anthropiques ouverts, les amphibiens peuvent se reproduire plus tôt et le développement des larves y est plus rapide. La métamorphose survient plus hâtivement dans la saison, ce qui a des répercussions sur la survie des juvéniles et sur le fitness des adultes (Wilbur 1980, Berven et Gill 1983, Werner 1986, Smith 1987, Semlitsch et al. 1988, Berven 1990, Skelly 1997).

Les étangs situés sur le bord des routes forestières semblent particulièrement utilisés par *A. maculatum*, *P. crucifer* et *R. sylvatica* pour la reproduction. La densité totale d'œufs pondus y est supérieure comparativement aux étangs situés dans les coupes forestières ou dans les forêts non perturbées. Ces étangs présentent des conditions environnementales (i.e., absence de canopée arborescente) favorables à la reproduction des amphibiens et le contexte spatial entourant l'étang est peu problématique. Dans 100 % des cas, ces étangs de bord de route étaient situés à moins de 50 m d'une forêt ce qui permet aux juvéniles de migrer avec succès vers un habitat terrestre de qualité.

Les étangs situés à l'intérieur des coupes forestières semblent être un habitat de reproduction moins utilisé. Malgré l'ouverture de la canopée arborescente qui est favorable pour une croissance et un développement larvaire rapide, le contexte spatial forestier entourant l'étang est inapproprié pour la migration des juvéniles et des adultes. Les amphibiens disposant de peu de protection contre la déshydratation et contrôlant mal leur température corporelle (Sinsch 1990, Duellman et Trueb 1994), ils peuvent difficilement survivre ou se déplacer dans les coupes forestières au microclimat sec et chaud (deMaynadier et Hunter 1999). Même si les adultes réussissent à migrer vers les étangs situés dans les coupes forestières et que les larves se développent jusqu'à la métamorphose, les chances que les juvéniles atteignent avec succès la forêt mature sont très faibles. Les juvéniles sont encore plus vulnérables à la déshydratation que les adultes (Stebbins et Cohen 1995) et le moment de la métamorphose coïncide avec la période la plus sèche et la plus chaude de l'année (deMaynadier et Hunter 1999). La distance à parcourir entre les étangs et les forêts résiduelles est souvent trop élevée (Waldick et al. 1999), une migration de plus de 50 m en milieu ouvert pouvant être fatale pour les juvéniles (Rothermel 2004). Dans notre étude, 30 % des étangs situés à l'intérieur des coupes forestières étaient à plus de 50 m d'une forêt.

En ce qui concerne les étangs non perturbés situés dans les forêts résiduelles, ceux-ci sont caractérisés par un contexte spatial idéal pour les amphibiens. La présence d'une canopée arborescente fermée dans le milieu terrestre permet le maintien d'un microclimat dont la température et l'humidité du sol est adéquate. Le sol est composé d'une litière épaisse de feuilles mortes non compactées et jonché de nombreux débris ligneux de taille et de

niveau de décomposition variable (Petranka et al. 1994a, deMaynadier et Hunter 1995, 1998, 1999, Waldick et al. 1999, Semlitsch 2002, Faccio 2003). Par contre, la présence d'une canopée arborescente dense diminue la température de l'eau de l'étang, ce qui ralentit la croissance et le développement des larves ce qui peut affecter la distribution de certaines espèces d'amphibiens (e.g., *P. crucifer*, *N. viridescens*, *B. americanus*) (Skelly et al. 1999, 2002, Werner et Glennemeier 1999).

Seule *A. laterale* semblent sélectionner pour la reproduction les étangs de forêt résiduelle au détriment des étangs anthropiques. Cette espèce pourrait être plus sensible que les autres espèces à la perturbation et à la fragmentation de son habitat par l'exploitation forestière. Il est donc important de protéger des étangs dans les forêts matures pour assurer la survie des populations d'*A. laterale*. Pour les autres espèces d'amphibiens étudiées sur le territoire de la réserve Duchénier, la présence d'étangs anthropiques semi-permanents semble bénéfique pour la reproduction conditionnellement à la présence de milieux terrestres de qualité à moins de 50 m de ces étangs.

Dans notre étude, tous les étangs suivis étaient semi-permanents. Par contre, la cartographie des étangs situés sur le territoire de la réserve Duchénier réalisée en 2003 a permis de localiser une centaine d'étangs anthropiques utilisés pour la reproduction dont 90 % étaient temporaires (J. Beauchamp, données non publiées). Ces étangs ne disposent pas d'une hydropériode suffisamment élevée pour permettre aux larves de se développer jusqu'à la métamorphose et agissent ainsi comme une trappe écologique en éloignant les adultes des étangs naturels où l'hydropériode est adéquate (DiMauro et Hunter 2002).

Ainsi, DiMauro et Hunter (2002) recommande d'éviter la création d'étangs anthropiques lors de travaux sylvicoles ou encore de les aménager de façon à développer une hydropériode de longue durée. Pour le territoire de la réserve Duchénier, il serait nécessaire d'aménager les étangs anthropiques afin d'obtenir une profondeur supérieure à 50 cm et une superficie de plus de 100 m² soit 0,01 ha, et ce, pour assurer une hydropériode semi-permanente. De plus, il serait important d'adapter le règlement sur les normes d'interventions dans les forêts du domaine de l'état afin d'y inclure les étangs de petites tailles. Actuellement seuls les étangs d'environ 1 ha sont protégés, une bande riveraine de 20 m doit être laissée sur les berges des étangs lorsqu'une coupe forestière est pratiquée (Gouvernement du Québec 2006). Cette bande riveraine si petite soit-elle, protège les étangs de l'assèchement et fournit aux juvéniles un microhabitat de qualité avant d'entreprendre leur migration vers les forêts matures.

Peu d'études ont examiné les effets de l'exploitation forestière sur les amphibiens utilisant les étangs pour une partie de leur cycle vital (deMaynadier et Hunter 1995). Cette étude a permis d'en apprendre davantage sur l'utilisation des étangs anthropiques et naturels semi-permanents en milieux forestiers exploités, mais des études à plus long terme devront être entreprises pour vérifier l'impact réel du lieu de reproduction sur le fitness des adultes. Un projet de capture-marquage-recapture des juvéniles nouvellement métamorphosés permettrait de les suivre lorsqu'ils auraient atteint leur maturité sexuelle et qu'ils seraient de retour en milieu de reproduction.

De plus, il serait pertinent de suivre l'évolution des communautés d'amphibiens avant et après qu'une coupe forestière ait été entreprise dans plusieurs étangs afin de vérifier comment les différentes populations d'amphibiens réagiraient à la modification de leur habitat. Est-ce que les adultes fidèles à leur site de ponte continueraient de se reproduire dans les étangs nouvellement situés à l'intérieur des coupes forestières, même si l'habitat terrestre environnant est sous-optimal ? Les juvéniles reviendraient-ils s'accoupler dans ces étangs ou choisiraient-ils de migrer vers des étangs situés dans les forêts matures ? Finalement, la présente étude était orientée sur les étangs à hydropériode semi-permanente. Il serait donc pertinent d'acquérir des connaissances sur l'impact de l'exploitation forestière sur des étangs temporaires, semi-permanents et permanents. L'étude d'étang à hydropériode variable permettrait de mieux comprendre l'impact des travaux sylvicoles sur toutes les espèces d'amphibiens utilisant les étangs pour la reproduction.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Adam, M. D., Lacki, M. J., 1993. Factors affecting amphibian use of road-rut ponds in Daniel Boone national forest. *Transactions of the Kentucky Academy of Science* 54, 13-16.
- Alford, R. A., Richards, S. J., 1999. Global amphibian declines: A Problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30, 133-165.
- Babbitt, K. J., Baber, M. J., Tarr, T. L., 2003. Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal of Zoology* 81, 1539-1552.
- Barinaga, M., 1990. Where have all the froggies gone ? *Science* 247, 1033-1034.
- Beebee, T. J. C., Griffiths, R. A., 2005. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation* 125, 271-285.
- Berven, K. A., 1987. The heritable basis of variation in larval developmental patterns in wood frog (*Rana sylvatica*). *Evolution* 41, 1088-1097.
- Berven, K. A., 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* 71, 1599-1608.
- Berven, K. A., Gill, D. E., 1983. Interpreting geographic variation in life-history traits. *American Zoologist* 23, 85-97.
- Berven, K. A., Grudzien, T. A., 1990. Dispersal in the wood frog (*Rana sylvatica*): Implications for genetic population structure. *Evolution* 44, 2047-2056.
- Blaustein, A. R., 1994. Chicken little or nero's fiddle ? A perspective on declining amphibian populations. *Herpetologica* 50, 85-97.
- Blaustein, A. R., Wake, D. B., 1990. Declining amphibians populations: a global phenomenon ? *Trends in Ecology & Evolution* 5, 203-204.
- Blaustein, A. R., Hoffman, P. D., Hokit, D. G., Kiesecker, J. M., Walls, S. C., Hays, J. B., 1994a. UV repair and resistance to solar UV-B in amphibian eggs: A link to population declines? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91, 1791-1795.
- Blaustein, A. R., Wake, D. B., Sousa, W. P., 1994b. Amphibian declines: Judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology* 8, 60-71.
- Blaustein, A. R., Wake, D. B., 1995. The puzzle of declining amphibian populations. *Scientific American* 272, 52-57.
- Blaustein, A. R., Wildy, E. L., Belden, L. K., Hatch, A., 2001. Influence of abiotic and biotic factors on amphibians in ephemeral ponds with special reference to long-toed salamanders (*Ambystoma macrodactylum*). *Israel Journal of Zoology* 47, 333-345.
- Blaustein, A. R., Kiesecker, J. M., 2002. Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters* 5, 597-608.
- Brodman, R., Ogger, J., Bogard, T., Long, A. J., Pulver, R. A., Mancuso, K., Falk, D., 2003. Multivariate analyses of the influences of water chemistry and habitat parameters on the abundances of pond-breeding amphibians. *Journal of Freshwater Ecology* 18, 425-436.
- Brooks, R. T., Stone, J., Lyons, P., 1998. An inventory of seasonal forest ponds on the Quabbin Reservoir watershed, Massachusetts. *Northeastern Naturalist* 3, 219-230.

- Brooks, R. T., Hayashi, M., 2002. Depth-area-volume and hydroperiod relationships of ephemeral (Vernal) forest pools in Southern New England. *Wetlands* 22, 247-255.
- Carey, C., Heyer, W. R., Wilkinson, J., Alford, R. A., Arntzen, J. W., Halliday, T., Hungerford, L., Lips, K. R., Middleton, E. M., Orchard, S. A., Rand, A. S., 2001. Amphibian declines and environmental change: use of remote-sensing data to identify environmental correlates. *Conservation Biology* 15, 903-913.
- Crouch, W. B., Paton, P. W. C., 2000. Using egg-mass counts to monitor wood frog populations. *Wildlife Society Bulletin* 28, 895-901.
- deMaynadier, P. G., Hunter, M. L., 1995. The relationship between forest management and amphibian ecology: a review of the North American literature. *Environnemental Reviews* 3, 230-261.
- deMaynadier, P. G., Hunter M. L., 1998. Effects of silvicultural edges on the distribution and abundance of amphibians in Maine. *Conservation Biology* 12, 340-352.
- deMaynadier, P. G., Hunter, M. L., 1999. Forest canopy closure and juvenile emigration by pool-breeding amphibians in Maine. *Journal of Wildlife Management* 2, 441-450.
- deMaynadier, P. G., Hunter, M. L., 2000. Road effects on amphibian movements in forested landscape. *Natural Areas Journal* 20, 56-65.
- Desroches, J.-F., Rodrigue, D., 2004. *Amphibiens et reptiles du Québec et des Maritimes*, Éditions Michel Quintin, Waterloo, Québec, Canada.
- DiMauro, D., Hunter, M. L., 2002. Reproduction of amphibians in natural and anthropogenic temporary pools in managed forest. *Forest Science* 48, 397-406.
- Dodd, C. K., Jr., Cade, B. S., 1998. Movement patterns and the conservation of amphibians breeding in small, temporary wetlands. *Conservation Biology* 12, 331-339.
- Duellman, W. E., Trueb, L., 1994. *Biology of amphibians*, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Dunson, W. A., Wyman, R. L., Corbett E. S., 1992. A symposium on amphibian declines and habitat acidification. *Journal of Herpetology* 26, 349-352.
- Egan, R. S., Paton, P. W. C., 2004. Within-pond parameters affecting oviposition by wood frogs and spotted salamanders. *Wetlands* 24, 1-13.
- Faccio, S. D., 2003. Postbreeding emigration and habitat use by Jefferson and spotted salamanders in Vermont. *Journal of Herpetology* 37, 479-489.
- Fortin, J.-C., Lechasseur, A., 1999. *Le Bas-Saint-Laurent*, Édition de l'UQRC, Sainte-Foy, Québec, Canada.
- Gibbons, J. W., 2003. Terrestrial habitat: a vital component for herpetofauna of isolated wetlands. *Wetlands* 23, 630-635.
- Gibbs, J. P., 1993. Importance of small wetlands for the persistence of local populations of wetland-associated animals. *Wetlands* 13, 25-31.
- Gibbs, J. P., 1998a. Amphibian movements in response to forest edges, roads, and streambeds in southern New England. *Journal of Wildlife Management* 62, 584-589.
- Gibbs, J. P., 1998b. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology* 13, 263-268.
- Gibbs, P. J., 2000. Wetland loss and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 14, 314-317.

- Gosner, K. L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with note on identification. *Herpetologica* 16, 183-190.
- Gouvernement du Québec, 2006. Gazette officielle du Québec, partie 2 Lois et règlements, Éditeur officiel du Québec, Québec, Canada.
- Green, D. E. 1997. Amphibians in declines, Canadian studies of a global problem. *Herpetological Conservation* 1.
- Guerry, A. D., Hunter, M. L., 2002. Amphibian distributions in a landscape of forests and agriculture: an examination of landscape composition and configuration. *Conservation Biology* 16, 745-754.
- Halverson, M. A., Skelly, D. K., Kiesecker, J. M., Freidenburg, L. K., 2003. Forest mediated light regime linked to amphibian distribution and performance. *Oecologia* 134, 360-364.
- Hecnar, S. J., M'Closkey, R. T., 1996a. Amphibian species richness and distribution in relation to pond water chemistry in south-western Ontario, Canada. *Freshwater biology*. Oxford 36, 7-15.
- Hecnar, S. J., M'Closkey, R. T., 1996b. Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology* 77, 2091-2097.
- Hecnar, S. J., M'Closkey, R. T., 1997a. The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological Conservation* 79, 123-131.
- Hecnar, S. J., M'Closkey, R. T., 1997b. Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. *Oikos* 80, 371-381.
- Hecnar, S. J., M'Closkey, R. T., 1998. Species richness patterns of amphibians in southwestern Ontario ponds. *Journal of Biogeography* 25, 763-772.
- Herrmann, H. L., Babbitt, K. J., Baber, M. J., Congalton, R. G., 2005. Effects of landscape characteristics on amphibian distribution in a forest-dominated landscape. *Biological Conservation* 123, 139-149.
- Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, W. R., Hayek, L.-A., Foster, M. S., 1994. Measuring and monitoring biological diversity: standards methods for amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Hopey, M. E., Petranks, J. W., 1994. Restriction of wood frogs to fish-free habitats: How important is adult choice? *Copeia*, 1023-1025.
- Houlahan, J. E., Findlay, C. S., Schmidt, B. R., Meyer, A. H., Kuzmin, S. L., 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 403, 752-755.
- Kleeberger, S. R., Werner, J. K., 1983. Post-breeding migration and summer movement of *Ambystoma maculatum*. *Journal of Herpetology* 17, 176-177.
- Knutson, M. G., Sauer, J. R., Olsen, D. A., Mossman, M. J., Hemesath, L. M., Lannoo, M. J., 1999. Effects of landscape composition and wetland fragmentation on frog and toad abundance and species richness in Iowa and Wisconsin, U.S.A. *Conservation Biology* 6, 1437-1446.
- Kolozsvary, M. B., Swihart, R. K., 1999. Habitat fragmentation and the distribution of amphibians: patch and landscape correlates in farmland. *Canadian Journal of Zoology* 77, 1288-1299.
- Kupferberg, S. J., 1997. The role of larval diet in anuran metamorphosis. *American Zoologist* 37, 146-159.

- Laan, R., Verboom, B., 1990. Effects of pool size and isolation of amphibian communities. *Biological Conservation* 54, 251-262.
- Lehtinen, R. M., Galatowitsch, S. M., Tester, J. R., 1999. Consequences of habitat loss and fragmentation for wetland amphibian assemblages. *Wetlands* 19, 1-12.
- Lehtinen, R. M., Galatowitsch, S. M., 2001. Colonization of restored wetlands by amphibians in Minnesota. *American Midland Naturalist* 145, 388-396.
- Madison, D. M., 1997. The emigration of radio-implanted spotted salamanders, *Ambystoma maculatum*. *Journal of Herpetology* 31, 542-551.
- Mardia, K.V., 1975. Assessment of multinormality and the robustness of hotelling's T2 test. *Applied Statistics* 24, 164-171.
- Marsh, D. M., Trenham, P. C., 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15, 40-49.
- Newman, R. A., 1998. Ecological constraints on amphibian metamorphosis: interactions of temperature and larval density with responses to changing food level. *Oecologia* 115, 1-2.
- Olsen, D. A., Leonard, W. P., Bury, R. B., 1997. Sampling amphibians in lentic habitats: Methods and approaches for the pacific northwest. Society for Northwestern Vertebrate Biology, Olympia, Washington.
- Paton, P. W., Crouch, W. B., 2002. Using the phenology of pond-breeding amphibians to develop conservation strategies. *Conservation Biology* 16, 194-204.
- Pechmann, J. H. K., Scott, D. E., Gibbons, J. W., Semlitsch R. D., 1989. Influence of wetland hydroperiod on diversity and abundance of metamorphosing juvenile amphibians. *Wetlands Ecology and Management* 1, 3-11.
- Petranka, J. W., Eldridge, M. E., Haley, K. E., 1993. Effects of timber harvesting on southern Appalachian salamanders. *Conservation Biology* 7, 363-370.
- Petranka, J. W., Brannon, M. P., Hopey, M. E., Smith, C. K., 1994a. Effects of timber harvesting on low elevation populations of southern Appalachian salamanders. *Forest Ecology and Management* 67, 135-147.
- Petranka, J. W., Hopey, M. E., Jennings, B. T., Baird, S. D., Boone, S. J., 1994b. Breeding habitat segregation of wood frogs and American toads: The role of interspecific tadpole predation and adult choice. *Copeia*, 691-697.
- Petranka, J. W., Kennedy, C. A., 1999. Pond tadpoles with generalized morphology: is it time to reconsider their functional roles in aquatic communities? *Oecologia* 4, 621-631.
- Pope, S. E., Fahrig, L., Merriam, H. G., 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology* 81, 2498-2508.
- Porej, D., Hetherington, T. E., Micacchion, M., 2004. Core terrestrial habitat for conservation of local populations of salamanders and wood frogs in agricultural landscapes. *Biological Conservation* 120, 403-413.
- Relyea, R. A., 2002. Local population differences in phenotypic plasticity: Predator-induced changes in wood frog tadpoles. *Ecological Monographs* 72, 77-93.
- Richter, K. O., Azous, A. L., 1995. Amphibian occurrence and wetland characteristics in the Puget Sound basin. *Wetlands* 15, 305-312.
- Riha, V. F., Berven, K. A., 1991. An analysis of latitudinal variation in the larval development of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Copeia*, 209-221.

- Robitaille, A., Saucier, J.-P., 1998. Paysage régionaux du Québec méridional, Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques du Ministère des ressources naturelles du Québec, Québec, Canada.
- Rothermel, B. B., 2004. Migratory success of juveniles: A potential constraint on connectivity for pond-breeding amphibians. *Ecological Applications* 14, 1535-1546.
- Rothermel, B. B., Semlitsch, R. D., 2002. An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. *Conservation Biology* 16, 1324-1332.
- Rowe, J. S., 1972. Forest regions of Canada. Ministry of Environment, Ottawa, Canada.
- Russell, K. R., Guynn, D. C., Hanlin H. G., 2002a. Importance of small isolated wetlands for herpetofaunal diversity in managed, young growth forests in the coastal plain of South Carolina. *Forest Ecology and Management* 163, 1-3.
- Russell, K. R., Hanlin, H. G., Wigley, T. B., Guynn, D. C., 2002b. Responses of isolated wetland herpetofauna to upland forest management. *Journal of Wildlife Management* 66, 603-617.
- Semlitsch, R. D., 1987. Relationship of pond drying to the reproductive success of the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia*, 61-69.
- Semlitsch, R. D., 1998. Biological delineation of terrestrial buffer zones for pond-breeding salamanders. *Conservation Biology* 12, 1113-1119.
- Semlitsch, R. D., 2000. Principles for management of aquatic-breeding amphibians. *Journal of Wildlife Management* 64, 615-631.
- Semlitsch, R. D., 2002. Critical elements for biologically based recovery plans of aquatic-breeding amphibians. *Conservation Biology* 16, 619-629.
- Semlitsch, R., Scott, D. E., Pechmann, J. H. K., 1988. Timing and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* 69, 184-192.
- Semlitsch, R. D., Bodie, J. R., 1998. Are small, isolated wetlands expendable? *Conservation Biology* 12, 1129-1133.
- Sinsch, U., 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology Ecology & Evolution* 2, 65-79.
- Sjögren, P., 1991. Extinction and isolation gradients in metapopulations: the case of the pool frog (*Rana lessonae*). *Biological Journal of the Linnean Society* 42, 135-147.
- Skelly, D. K., 1995a. A behavioral trade-off and its consequences for the distribution of psedacris treefrog larvae. *Ecology* 76, 150-164.
- Skelly, D. K., 1995b. Competition and the distribution of spring peeper larvae. *Oecologia* 103, 203-207.
- Skelly, D. K., 1997. Tadpole communities. *American Scientist* 85, 36-45.
- Skelly, D. K., 2001. Distributions of pond-breeding anurans: An overview of mechanisms. *Israel Journal of Zoology* 47, 313-332.
- Skelly, D. K., Werner, E. E., Cortwright, S. A., 1999. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology* 7, 2326-2337.
- Skelly, D., Freidenburg, L., 2000. Effects of beaver on the thermal biology of an amphibian. *Ecology Letters* 3, 483-486.
- Skelly, D. K., Freidenburg, L. K., Kiesecker, J. M., 2002. Forest canopy and the performance of larval amphibians. *Ecology* 83, 983-992.

- Skelly, D. K., Golon, J., 2003. Assimilation of natural benthic substrates by two species of tadpoles. *Herpetologica* 59, 37-42.
- Smith, D. C., 1987. Adult recruitment in chorus frogs: Effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68, 344-350.
- Smith, D. C., Van Buskirk, J., 1995. Phenotypic design, plasticity, and ecological performance in two tadpole species. *American Naturalist* 145, 211-233.
- Smith-Gill, S. J., Berven, K. A., 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *American Naturalist* 113, 563-585.
- Snodgrass, W. J., Komoroski, J. M., Bryan, L. A., Burger, J., 2000. Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and amphibian species richness: implications for wetland regulations. *Conservation Biology* 14, 414-419.
- Stebbins, R. C., Cohen, N. W., 1995. A natural history of amphibians. Princeton, New Jersey, USA.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L., Waller, R. W., 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306, 1783-1786.
- Trenham, P. C., Koenig, W. D., Mossman, M. J., Stark, S. L., Jagger, L. A., 2003. Regional dynamics of wetland-breeding frogs and toads: Turnover and synchrony. *Ecological Applications* 13, 1522-1532.
- Trottier, J., 2006. Impact de l'exploitation forestière sur la diversité et l'abondance des amphibiens de la forêt boréale méridionale du Bas-Saint-Laurent. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski.
- Wake, D. B. 1998. Action on amphibians. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 379-380.
- Wake, D. B., Morowitz H. J., 1991. Declining amphibians populations - a global phenomenon ? Finding and recommendations *Alytes* 9, 33-42.
- Waldick, R. C., 1997. Effects of forestry practices on amphibian populations in eastern North America. *Herpetological Conservation* 1, 191-205.
- Waldick, R. C., Freedman, B., Wassersug, R. J., 1999. The consequences for amphibians of the conversion of natural, mixed-species forests to conifer plantations in southern New Brunswick. *Canadian Field Naturalist* 113, 408-418.
- Wassersug, R. J., 1975. The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. *American Zoologist* 15, 405-417.
- Wellborn, G., Skelly D., Werner, E., 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 337-363.
- Werner, E., 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation rate and the optimal size at transformation. *American Naturalist* 128, 319-341.
- Werner, E. E., Glennemeier, K. S., 1999. Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. *Copeia* 1999, 1-12.
- Werner, E. E., McPeck, M. A., 1994. Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. *Ecology* 75, 1368-1382.
- Wilbur, H. M., 1980. Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 67-93.
- Wilbur, H. M., Collins, J. P., 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182, 1305-1314.

Yurewicz, K. L., 2004. A growth/mortality trade-off in larval salamanders and the coexistence of intraguild predators and prey. *Oecologia* 138, 102-111.